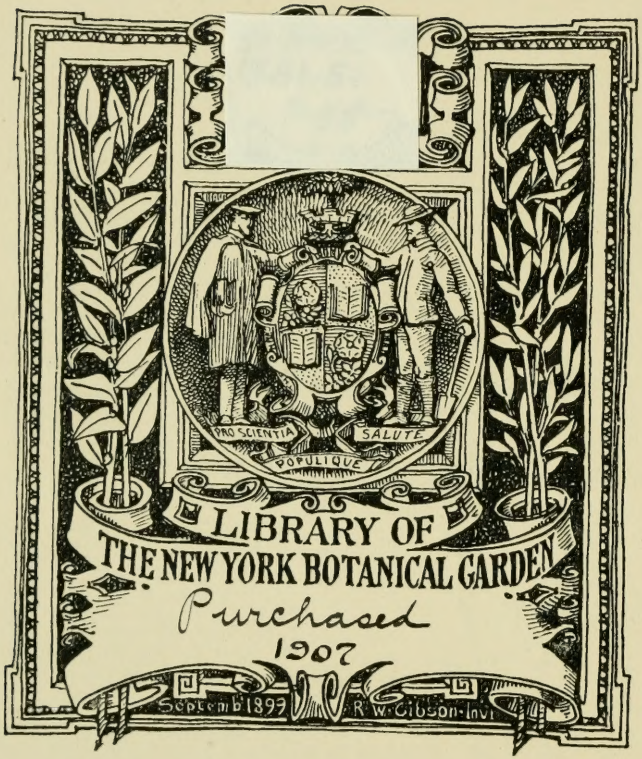
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Purchased
1907
Septemb 1893
R. W. Gibson Invt

DIE

REIZLEITUNGSVORGÄNGE

BEI DEN

PFLANZEN.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE

VON

Dr. HANS FITTING,
DOZENTEN DER BOTANIK IN TÜBINGEN.

MIT 15 ABBILDUNGEN IM TEXT.

SONDERABDRUCK AUS: ERGEBNISSE DER PHYSIOLOGIE, HERAUSGEGEBEN VON L. ASHER UND K. SPIRO, IV. UND V. JAHRGANG.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1907.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Ergebnisse der Physiologie.

Bearbeitet von

Olof Hammarsten, Upsala; W. D. Halliburton, London; A. Noll, Jena; Paul Th. Müller, Graz; A. Heffter, Bern; P. Morawitz, Marburg; H. Zwaardemaker, Utrecht; R. Tigerstedt, Helsingfors; A. Tschermak, Halle a. S.; K. Wessely, Berlin; H. Fitting, Tübingen; O. Langendorff, Rostock; C. S. Sherrington, Liverpool; Leo Langstein, Berlin.

Herausgegeben von

L. Asher Bern und **K. Spiro** Strassburg i. E.

Vierter Jahrgang.

I. und II. Abteilung:

Biochemie, Biophysik und Psychophysik.

Mit 49 Abbildungen im Text.

Preis Mk. 25,60.

Auszug aus dem Inhaltsverzeichnis:

I. Abteilung: **Biochemie.**

I. **Zur Chemie der Galle.** Von O. Hammarsten, Upsala.
II. **Die Biochemie der peripheren Nerven.** Von W. D. Halliburton, London.
III. **Die Sekretion der Drüsenzelle.** Von A. Noll, Jena.
IV. **Die allgemeinen Lebensbedingungen der Mikroorganismen.** Von P. Th. Müller, Graz.
V. **Die Ausscheidung körperfremder Substanzen im Harn.** Von A. Heffter, Bern.
VI. **Die Chemie der Blutgerinnung.** Von P. Morawitz, Marburg.

II. Abteilung: **Biophysik und Psychophysik.**

VII. **Die physiologisch wahrnehmbaren Energiewanderungen.** Von H. Zwaardemaker, Utrecht.
VIII. **Die Geschwindigkeit des Blutes in den Arterien.** Von R. Tigerstedt, Helsingfors.
IX. **Über die Grundlagen der optischen Lokalisation nach Höhe und Breite.** Von A. Tschermak, Halle.
X. **Der Flüssigkeits- und Stoffwechsel des Auges mit besonderer Berücksichtigung seiner Beziehungen zu allgemein-physiologischen und biologischen Fragen.** Von K. Wessely, Berlin. Mit vier Abbildungen im Text.
XI. **Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen.** Von H. Fitting, Tübingen. Mit zehn Abbildungen im Text.
XII. **Neuere Untersuchungen über die Ursache des Herzschlages.** Von O. Langendorff, Rostock.
XIII. **Über das Zusammenwirken der Rückenmarksreflexe und das Prinzip der gemeinsamen Strecke.** Von C. S. Sherrington, Liverpool. Mit sechs Abbildungen im Text.
XIV. **Die Energiebilanz des Säuglings.** Von L. Langstein, Berlin.

DIE

REIZLEITUNGSVORGÄNGE

BEI DEN

PFLANZEN.

EINE PHYSIOLOGISCHE MONOGRAPHIE

VON

Dr. HANS FITTING,
DOZENTEN DER BOTANIK IN TÜBINGEN.

MIT 15 ABBILDUNGEN IM TEXT.

SONDERABDRUCK AUS: ERGEBNISSE DER PHYSIOLOGIE, HERAUSGEGEBEN VON L. ASHER UND K. SPIRO, IV. UND V. JAHRGANG.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1907.

.F5
1907

Nachdruck verboten.
Übersetzungen, auch ins Ungarische, vorbehalten.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Vorwort.

In den Jahrgängen 1905 und 1906 der „Ergebnisse der Physiologie" habe ich einer Aufforderung der Redaktion, im besondern des Herrn Prof. Dr. L. Asher, zufolge zwei grössere Essays über die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen veröffentlicht. Ich war bestrebt, über das Tatsachenmaterial unter möglichst vollständiger Berücksichtigung der Literatur und mit kritischer Behandlung alles Hypothetischen so zu berichten, dass auch weitere biologische Kreise sich ein Urteil über die bisherigen Forschungsergebnisse zu bilden vermöchten und dass den Fachgelehrten brauchbare Grundlagen für weitere Untersuchungen erwüchsen. Da es eine entsprechende Zusammenfassung bis jetzt nicht gibt und da die „Ergebnisse der Physiologie" begreiflicherweise einen verhältnismässig kleinen Leserkreis, namentlich auch unter den Botanikern, besitzen, so hat sich die Verlagsbuchhandlung auf meine Bitte entschlossen, die beiden Aufsätze im Zusammenhange auch als Monographie, selbständig, erscheinen zu lassen.

In meine Darstellung, die der Hauptsache nach analytischen Charakter trägt, sind hier und da noch nicht anderwärts veröffentlichte eigene Beobachtungen eingeflochten. Wesentlich neue Tatsachen, die hier nachgetragen werden müssten, haben sich seit der Abfassung des ersten, 1905 erschienenen Teiles nicht ergeben. Einige Kleinigkeiten mögen bei der ausserordentlich ausgedehnten Literatur und bei der Kürze der Zeit, die mir zur Verfügung gestellt war, übersehen worden sein: so hätte bei der Besprechung der Korrelationen, die zwischen den Teilen der bestäubten Blüte bestehen (Abschnitt II, 1), auch die Arbeit von L. Guignard, Sur la polinisation et ses effets chez les Orchidées in den Annales des sciences naturelles 7. sér. Botanique, Bd. 4, 1886, S. 202 ff. erwähnt werden sollen.

Herr Verlagsbuchhändler J. F. Bergmann hat mir jederzeit so viel Entgegenkommen bewiesen, dass es mir ein Bedürfnis ist, ihm an dieser Stelle bestens dafür zu danken.

Tübingen, im Dezember 1906.

H. Fitting.

MAR 23 1907

Inhalt.

Seite

Zitierte Literatur I
Einleitung 1
Abschnitt I. Reizleitungen veranlasst durch Aussenreize 4
A. Reizleitungsvorgänge bei vielzelligen Pflanzen 4
1. Leitung von Stossreizen und ähnlichen Reizen 4
a) Mimosa (Mimosaceen) 4
b) Biophytum (Oxalidaceen) 7
c) Ranken 9
d) Dionaea, Aldrovanda 10
e) Blütenteile 12
2. Leitung von Kontaktreizen und chemischen Reizen 14
a) Drosera 14
b) Andere insektenfressende Pflanzen 18
3. Leitung tropistischer Reize 19
α) Tropismen an oberirdischen Organen 19
a) Haptotropismus und Chemotropismus bei Drosera 19
b) Haptotropismus der Ranken 20
c) Haptotropismus bei Pilzen 22
d) Phototropismus 23
β) Tropismen der Wurzeln 25
a) Phototropismus 26
b) Traumatotropismus 27
c) Haptotropismus 27
d) Hydrotropismus 28
e) Galvanotropismus 28
f) Rheotropismus 28
g) Thermotropismus, Chemotropismus 29
h) Geotropismus 29
4. Leitung des Wundreizes 38
a) Auslösung von Hemmungen und Beschleunigungen 38
b) Auslösung von Traumataxis 40
c) Auslösung von Plasmaströmung 40
d) Auslösung formativer Prozesse 41
B. Reizleitungsvorgänge bei einzelligen Pflanzen 42
Abschnitt II. Reizleitungen veranlasst durch Innenreize 43
1. Bei Korrelationen zwischen den Teilen der bestäubten Blüte 44

Seite

2. Bei Umstimmungen der tropistischen Eigenschaften von Pflanzenorganen durch Änderung der inneren Beziehungen zu anderen Organen 49
a) Gelenkpflanzen 49
b) Graskeimblätter 51
c) Blüten- und Fruchtstiele 51
d) Seitenorgane 52
α) Seitensprosse 52
β) Nebenwurzeln 54
γ) Blätter 54
δ) Exotropie 55
3. Bei Auslösung formativer Prozesse 56
a) „Morphästhesie" 56
b) Polarität (Verticibasalität) 57
c) Andere Regenerationsvorgänge 58
d) Innere Ausbildung der Organe 59
4. Bei Wachstumskorrelationen 60
5. Bei Korrelationen zwischen den Teilen der Zelle 62

Abschnitt III. Gründe für eine weitere Verbreitung der Reizleitungsvorgänge in der Pflanze 65

Abschnitt IV. Die Reizleitungsbahnen bei den Pflanzen 70
1. Allgemeines 70
2. Die möglichen Bahnen der Reizleitungen bei den Pflanzen 71
A. Lebende Bahnen 71
a) Plasmaverbindungen (Plasmodesmen) 71
b) Siebröhren 76
B. Nicht lebende Bahnen 77
3. Die durch Versuche ermittelten Bahnen der Reizleitungen bei den Pflanzen . 77
A. Reizleitungsbahnen der Aussenreize 78
1. Gruppe. Der Reiz wird im Grundgewebe ebenso gut geleitet wie in den Gefässbündeln 78
Einrichtungen zur Erleichterung der Reizleitung im Grundgewebe (Fibrilläre Strukturen) 80
2. Gruppe. Der Reiz wird nicht im Grundgewebe, sondern nur in den Gefässbündeln geleitet 83
B. Reizleitungsbahnen der Innenreize 87

Abschnitt V. Länge der erregten Strecke und Geschwindigkeit der Reizleitungsvorgänge 91
1. Länge der erregten Strecke 91
2. Geschwindigkeit der Reizleitung 93
3. Ungleich schnelle Geschwindigkeit der Reizleitung in verschiedenen Richtungen und einseitiges Leitungsvermögen 99

Abschnitt VI. Abhängigkeit der Reizleitungsvorgänge von den Aussenbedingungen . . 103
1. Allgemeines 103
2. Reizleitungen, die nur durch die Gefässbündel vermittelt werden 104
3. Reizleitungen, die auch im Grundgewebe stattfinden 106

Abschnitt VII. Elektrische Spannungsänderungen, die einige Reizleitungsvorgänge begleiten 108
1. Allgemeines 108
2. Elektrische Spannungsänderungen in Muskeln und Nerven infolge von Reizungen 109
A. Muskeln 109
B. Nerven 111

Seite

3. Elektrische Spannungsänderungen in Pflanzenteilen, die mit anderweitig nachweisbaren Reizvorgängen verbunden sind 112
A. Blatt von Dionaea 112
a) Die elektrischen Ströme im ungereizten Blatt 112
b) Die elektrischen Spannungsänderungen im gereizten Blatt 113
c) Beziehungen der Spannungsänderungen zur Reizreaktion 115
d) Ursachen der Spannungsänderungen 116
B. Andere Fälle 119
4. Elektrische Spannungsänderungen in Pflanzenteilen, die nicht mit anderweitig nachweisbaren Reizvorgängen verbunden sind 120
A. Elektrische Spannungsänderungen an der Reizstelle 120
B. Ausbreitung der Spannungsänderungen von der Reizstelle 122

Abschnitt VIII. Das Wesen der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen 124

1. Allgemeines 124
2. I. Gruppe: Die Reizleitung erfolgt nur in den lebenden Zellen der Gefässbündel 126
A. Gründe, die für eine grob mechanische Übermittelung des Impulses durch lebende Zellen sprechen 126
B. Gründe, die gegen eine grob mechanische Übermittelung des Impulses durch lebende Zellen sprechen 130
C. Kommt die Reizleitung vielleicht unter aktiver Beteiligung lebender Zellen zustande? 132
3. II. Gruppe. Die Reizleitung erfolgt auch in den lebenden Zellen des Grundgewebes 134
A. 1. Untergruppe. Die Reizleitung löst nicht eine tropistische Reizreaktion aus 135
B. 2. Untergruppe. Die Reizleitung löst eine tropistische Reizreaktion aus . . 140
4. Begriffsbestimmung der Reizleitungsvorgänge 145

Abschnitt IX. Beziehungen der Reizleitungsvorgänge zu den anderen Teilen des Reizvorganges 147

1. Direkte Reizung oder Reflex? 147
2. Beziehungen der Reizleitungsvorgänge zum Perzeptions- und zum Reaktionsprozesse 150
A. Reiztransmissionen von Aussenreizen unter aktiver Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz 150
a) Nicht tropistische Reize 150
b) Tropistische Reize 152
B. Reiztransmissionen von Innenreizen unter aktiver Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz 152
C. Reiztransmissionen ohne aktive Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz 153
a) Durch Ausbreitung der Reaktion 153
b) Durch Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen 153

Schlusswort 155

Zitierte Literatur zum I. Teil.

Die mit einem Stern versehenen Arbeiten konnte ich mir trotz mancher Bemühungen nicht im Original zugänglich machen. Ihr Inhalt wurde nur nach Referaten berücksichtigt.

*1891. Acqua, C., Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. Malpighia. **5**, 3 ff. 1891.

1876. Balfour, Thos. A. G., Account of some experiments on Dionaea muscipula. Transact. and proceed. of the botanic. soc. Edinburgh. **12**, 334 ff. 1876.

1894. Barth, R., Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Leipzig. Dissert. 1894.

1871. Batalin, A., Neue Beobachtungen über die Bewegungen der Blätter bei Oxalis. Flora **54**, 241 ff. 1871.

1877. — Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen. Flora **60**, 33 ff. 1877.

1904. Bennett, M. E., Are roots aerotropic? Botanical Gazette. **37**, 241 ff. 1904.

1866. Bert, Paul, Recherches sur les mouvements de la sensitive (Mimosa pudica L.). Mémoires de la soc. des sciences phys. et nat. Bordeaux. **4**, 11 ff. 1866.

1887. Boehm, J., Über die Respiration der Kartoffel. Botanische Zeitung. **45**, 681 ff. 1887

1897. Boirivant, M. A., Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Annales des sciences naturelles. Botanique. Ser. 8. **5**, 309 ff. 1897.

1899. Borzì, A., L'apparato di moto delle Sensitive. Rivista di Scienze Biologiche. **4**. 1899. Sep.-Abdr.

1904. Bruck, W. F., Untersuchungen über den Einfluss von Aussenbedingungen auf die Orientierung der Seitenwurzeln. Zeitschr. f. allg. Physiol. **3**. 1904.

1884a. Brunchorst, J., Die Function der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. I. Geotropismus. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **2**, 78 ff. 1884.

1884b. — Über die Function der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln. II. Galvanotropismus. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **2**, 204 ff. 1884.

1885. Bütschli, O., Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morpholog. Jahrb. **10**, 529 ff. 1885.

1882. Burgerstein, A., Über das Empfindungsvermögen der Wurzelspitze. 18. Jahresber. d. Leopoldstädt. Kommunal-Real- und Obergymnasium. Wien 1882. S. 16 ff.

1893. Busse, W., Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Jahresperiode der Weisstanne (Abies alba Mill.). Flora **77**, 113 ff. 1893.

1873. Ciesielski, Th., Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. Cohns Beiträge zur Biolog. d. Pflanzen. **1**, Heft 2. 1 ff. 1873.

1892. Clark, Jas., Experimental observations on the function of the nucleus in the vegetable cell. Report of the british associat. for the advancement of science. Edinburgh 1892. S. 761.

1875. Cohn, F., Über die Function der Blasen von Aldrovanda und Utricularia. Cohns Beiträge zur Biolog. d. Pflanzen. **1**, Heft 3. 71 ff. 1875.

1900. Copeland, E. B., Studies on the geotropism of stems. Botanic. Gazette. **29**, 185 ff. 1900.

1901. Copeland, E. B., Studies on the geotropism of stems II. Botanical Gazette. **31**, 410 ff. 1901.
1903. — Positive geotropism in the petiole of the cotyledon. Botanic. Gazette. **36**, 62 ff. 1903.
1895. Czapek, F., Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **27**, 243 ff. 1895.
1895a. — Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. **104**, Abtlg. I. 1197 ff. 1895.
1895b. — Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. **104**, Abtlg. I. 337 ff. 1895.
1897. — Über einen Befund an geotropisch gereizten Wurzeln. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft **15**, 516 ff. 1897.
1898. — Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Botanik. **32**, 175 ff. 1898.
1900. — Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Botanik. **35**, 313 ff. 1900.
1901. — Über den Vorgang der geotropischen Reizperception in der Wurzelspitze. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. **19**, Generalvers.-Heft. 116 ff. 1901.
1901a. — Der Kohlenhydrat-Stoffwechsel der Laubblätter im Winter. Ber. d. deutsch. bot. Ges. **19**, 120 ff. 1901.
1902. — Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch sensiblen Organen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **20**, 464 ff. 1902.
1905. — The anti-ferment reaction in tropistic movements of plants. Annals of botany. **19**, 75 ff. 1905.
1876. Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1876.
1876a. — Die Bewegungen und die Lebensweise der kletternden Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1876.
1877. — Die verschiedenen Einrichtungen, durch welche Orchideen von Insekten befruchtet werden. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1877.
1878. — Das Variiren der Thiere und Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1878. Bd. 1.
1881. — Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1881.
1876. Darwin, Fr., The process of aggregation in the tentacles of Drosera rotundifolia. Quarterly journ. of miscrosc. science. **16**, 309 ff. 1876.
1882. — On the connection between geotropism and growth. Journ. of the Linnean soc. Botany. **19**, 218 ff. 1881/82.
1899. — On geotropism and the localisation of the sensitive region. Annals of botany. **13**, 567 ff. 1899.
1902. — On a method of investigating the gravitational sensitiveness of the root-tip. Journ. of the Linnean soc. Botany. **35**, 266 ff. 1901/1904.
1894. von Derschau, M., Einfluss von Contakt und Zug auf rankende Blattstiele. Inaug.-Diss. Leipzig 1894.
1904. — Wanderung nukleolarer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **22**, 400 ff. 1904.
1882. Detlefsen, E., Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitzen. Arbeit. d. botan. Instit. Würzburg. **2**, 627 ff. 1882.
1824. Dutrochet, H., Observations sur les mouvements de la sensitive (Mimosa pudica.) Recherches anatom. et physiol. sur la structure intime des animaux et des végétaux. Paris 1824. S. 52 ff.
1837. — De l'excitabilité végétale et des mouvements dont elle est la source. Mém. pour servir à l'histoire anatom. et physiol. des végét. et des anim. Paris 1837.
1880. Elfving, F., Über einige horizontal wachsende Rhizome. Arbeit. des bot. Instit. Würzburg. **2**, 489 ff. 1880.
1882. — Über eine Wirkung des galvanischen Stromes auf wachsende Wurzeln. Botanische Zeitung. **40**, 257 ff. 1882.

1882. Engelmann, Th. W., Über Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Archiv f. d. gesamte Physiologie. **29**, 387 ff. 1882.
1901. Ernst, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L. Flora **88**, 37 ff. 1901.
1884. Errera, L., Die grosse Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces. Botanische Zeitung. **42**, 497 ff. 1884.
1898. Ewart, A. J., On contact irritability. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. **15**, 187 ff. 1898.
1903. — On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford 1903.
1904. Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora **93**, 335 ff. 1904.
1884. Firtsch, G., Zur Kenntnis der geotropischen Reizbarkeit der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **2**, 248 ff. 1884.
1895. Fischer, A., Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **27**, 1 ff. 1895.
1902. Fitting, H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Vorläuf. Mitteilung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **20**, 373 ff. 1902.
1903. — Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **38**, 545 ff. 1903.
1904. — Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei Mimosa. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **39**, 424 ff. 1904.
1905. — Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **41**, 221 ff. 1905.
1872. Frank, B., Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äussere Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **8**, 216 ff. 1872.
1872a. — Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzentheile. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. **1**. Heft 2, 31 ff. 1872.
1844. Gärtner, C. F., Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommeneren Gewächse. Stuttgart 1844.
1849. — Versuche und Beobachtungen über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich. Stuttgart 1849.
1898. Ganong, W. F., Upon polyembryony and its morphology in Opuntia vulgaris. Botanical Gazette. **25**, 220 ff. 1898.
1886. Gardiner, W., On the phenomena accompanying stimulation of the gland-cells in the tentacles of Drosera dichotoma. Proceedings of the roy. society London. **39**, 229 ff. 1886.
1890. Gerassimoff, J., Einige Bemerkungen über die Function des Zellkerns. Bull. d. l. Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou. N. S. **4**, 548 ff. 1890.
1892. — Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. d. l. Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou. N. S. **6**, 109 ff. 1892.
1880. Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Botanische Zeitung. **38**, 753 ff. 1880.
1884. — Über die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane. Sammlung gemeinverst. wiss. Vorträge von R. Virchow u. Fr. v. Holtzendorff. XIX. Ser. Heft 453.
1891. — Pflanzenbiologische Schilderungen. **2**. Marburg 1891.
1902. — Über Regeneration im Pflanzenreich. Biologisches Zentralblatt. **22**, 385 ff. 1902.
1886. Gruber, A., Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen. Ber. d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. **1**, 33 ff. 1886.
1887. — Kleinere Mittheilungen über Protozoenstudien. Ber. d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. **2**, 89 ff. 1887.
1905. Guttenberg, H. R. von, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter von Adoxa Moschatellina L. und Cynocrambe prostrata Gärtn. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **23**, 265 ff. 1905.

1887. Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1887.
1889. — Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Function des Zellkernes. Sitzber. d. k. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **98**, Abtlg. I, 190 ff. 1889.
1890. — Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.
1898. — Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei Biophytum sensitivum DC. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 2. Suppl. 33 ff. 1898.
1901. — Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Leipzig 1901.
1903. — Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **38**, 447 ff. 1903.
1904. — Die Perception des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **22**, 105 ff. 1904.
1905. — Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.
1890. Hansgirg, A., Über die Verbreitung der reizbaren Staubfäden und Narben, sowie der sich periodisch oder blos einmal öffnenden und schliessenden Blüten. Botan. Zentralblatt. **43**, 403 ff. 1890.
1890a. — Über die Verbreitung der karpotropischen Nutationskrümmungen der Kelch-, Hüll- und ähnlicher Blätter und der Blüthenstiele. Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. **8**, 345 ff. 1890.
1893. — Phytodynamische Untersuchungen. (Physiolog. u. phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893. Teil I.)
*1896. Hart, J. H., Mechanical action and irritability in the flowers of Catasetum tridentatum Hook. Bull. Miscell. Inform. Roy. bot. Gard. of Trinidad. **2**, 225 ff. 1896. (Ref. siehe Botanical Gazette. **22**, 505. 1896.)
1892. Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Botanik. **24**, 173 ff. 1892.
1874. Heckel, E., Du mouvement dans les stigmates bilabiés des Scrophularinés, des Bignoniacées et des Sésamées. Comptes rendus de l'Acad. des sciences Paris. **79**, 702 ff. 1874.
1897. Hegelmaier, F., Zur Kenntniss der Polyembryonie von Allium odorum L. Botanische Zeitung. **55**, 133 ff. 1897.
1896. Hering, F., Über Wachsthumscorrelationen in Folge mechanischer Hemmung des Wachsens. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **29**, 132 ff. 1896.
1904. Hering, G., Untersuchungen über das Wachsthum inversgestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **40**, 499 ff. 1904.
1863. Hildebrand, F., Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollen. Botanische Zeitung. **21**, 329 ff. 1863.
1865. — Bastardirungsversuche an Orchideen. Botanische Zeitung. **23**, 245 ff. 1865.
1896. — Einige biologische Beobachtungen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **14**, 324 ff. 1896.
1890. Hofer, B., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kerns auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. **24**, 105 ff. 1890.
1868. Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868.
1897. Huie, L., Changes in the cell-organs of Drosera rotundifolia, produced by feeding with egg-albumen. Quarterly journal of microsc. science. N. S. **39**, 387 ff. 1897.
1898. — Changes in the gland-cells of Drosera produced by various food-materials. Annals of botany. **12**, 560 ff. 1898.
1899. — Further study of cytological changes produced in Drosera. II. Quarterly journal of microsc. science. N. S. **42**, 203 ff. 1899.
1891. Jost, L., Über Dickenwachsthum und Jahresringbildung. Botanische Zeitung. **49**, 485 ff. 1891.
1893. — Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Botanische Zeitung. **51**, 89 ff. 1893.
1900. Juel, H. O., Untersuchungen über den Rheotropismus der Wurzeln. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **34**, 507 ff. 1900.

1861. Kabsch, W., Anatomische und physiologische Untersuchungen über einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botanische Zeitung. **19**, 345 ff. 1861.
1888. Karsten, G., Über die Entwickelung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Botanische Zeitung. **45**, 565 ff. 1888.
1890. Keller, J. A., Über Protoplasma-Strömung im Pflanzenreich. Inaug.-Diss. Zürich 1890.
1882. Kirchner, O., Über die Empfindlichkeit der Wurzelspitze für die Einwirkung der Schwerkraft. Programm zur 64. Jahresfeier d. k. Württemb. landwirtsch. Akad. Hohenheim. Stuttgart 1882.
1883. — Zum Wachsthum decapitirter Wurzeln. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **1**, 540 ff. 1883.
1887. Klebs, G., Über den Einfluss des Kernes in der Zelle. Biolog. Zentralblatt. **7**, 161 ff. 1887.
1888. — Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuchungen aus dem botan. Institut Tübingen. **2**, 489 ff. 1886/1888.
1903. — Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
1806. Knight, Th. A., Über die Richtung der jungen Wurzel und des jungen Stengels bei der Keimung. (Ostwalds Klassiker d. exakten Wissensch. Nr. 62. S. 1 ff.)
1894. Kny, L., On correlation in the growth of roots and shoots. Annals of botany. **8**, 265 ff. 1894.
1901. — On correlation in the growth of roots and shoots. II. Annals of botany. **15**, 613 ff. 1901.
1903. Koernicke, M., Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **21**, Generalv.-Heft 66 ff. 1903.
1894. Kohl, F. G., Die Mechanik der Reizkrümmungen. Marburg 1894.
1900. — Die paratonischen Wachsthumskrümmungen der Gelenkpflanzen. Botanische Zeitung. **58**, 1 ff. 1900.
1897. Kolkwitz, R., Die Bewegungen der Schwärmer, Spermatozoiden und Plasmodien und ihre Abhängigkeit von äusseren Faktoren. Sammelreferat (1885—1896). Botan. Zentralblatt. **70**, 184 ff. 1897.
1883. Krabbe, G., Zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **1**, 226 ff. 1883.
1884. — Nochmals zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **2**, 196 ff. 1884.
1889. — Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **20**, 211 ff. 1889.
1878. Kraus, C., Ursachen der Richtung wachsender Laubsprosse. Flora. **61**, 321 ff. 1878.
1880. — Über innere Wachsthumsursachen. Flora. **63**, 33 ff. 1880.
1904. Kretzschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **39**, 273 ff. 1904.
1903. Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
1882. Kunkel, A., Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzentheilen. Arbeit. d. bot. Instituts Würzburg. **2**, 1 ff. 1882.
1851. Kunze, G., Einige Fälle von Umwandlungen der Nebenaxen in Hauptaxen bei den Abietineen. Flora. **34**, 145 ff. 1851.
1885. Lengerken, A. von, Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung Ampelopsis. Botanische Zeitung. **43**, 337 ff. 1885.
1896. Lidforss, B., Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Botanisches Zentralblatt. **68**, 33 ff. 1896.
1905. Lilienfeld, M., Über den Chemotropismus der Wurzel. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **23**, 91 ff. 1905.
1899. Loeb, J., Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert? Archiv für Entwickelungsmechanik. **8**, 689 ff. 1899.
1897. Mac Dougal, D. T., The curvature of roots. Botanical Gazette. **23**, 307 ff. 1897.
1899. — Transmission of impulses in Biophytum. Botanisches Zentralblatt. **77**, 297 ff. 1899.

1892. Macfarlane, J. M., Contributions to the history of Dionaea muscipula Ellis. Contribut. from the botan. laboratory University Pennsylvania. **1**, 7 ff. 1892.
1894. Massart, J., La recapitulation et l'innovation en embryologie végétale. Bull. de la soc. royale de botanique de Belgique. **33**. 1894. T. I.
1898. — La cicatrisation chez les végétaux. Mém. couronn. et autres mém. publ. par l'acad. roy. de Belgique. **57**, **1** ff. 1898.
1902. — Sur l'irritabilité des plantes supérieures. I, II, III. Mém. couronn. et autres mém. publ. par l'acad. roy. de Belgique. **62**. 1902.
1902a. — Sur la pollination sans fécondation. Bull. du jardin botanique de l'état à Bruxelles. **1**, fasc. 3, 89 ff. 1902.
1903. — Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. Bull. du jardin botanique de l'état à Bruxelles. **1**, fasc. 4, 1 ff. 1903.
1894. Meissner, R., Beitrag zur Frage nach den Orientierungsbewegungen zygomorpher Blüten. Botanisches Zentralblatt. **60**, 1 ff. 1894.
1886. Mellink, J. F. A., Zur Thyllenfrage. Botanische Zeitung. **44**, 745 ff. 1886.
1839. Meyen, F. J. F., Neues System der Pflanzen-Physiologie. **3**. 1839.
1899. Miehe, H., Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der Spaltöffnungen einiger Monokotylen. Botanisches Zentralblatt. **78**, 321 ff. 1899.
1901. — Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora, **88**, 105 ff. 1901.
1902. — Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **37**, 527 ff. 1902.
1827. Mohl, H., Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.
1883. Molisch, H., Über das Längenwachsthum geköpfter und unverletzter Wurzeln. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **1**, 362 ff. 1883.
1883a. — Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitzber. d. k. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **88**, Abtlg. I, 897 ff. 1883.
1884. — Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch Gase (Aërotropismus). Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **2**, 160 ff. 1884.
1884a. — Über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch Gase (Aërotropismus). Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. **90**, Abtlg. I, 111 ff. 1884.
1888. — Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitzber. d. k. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **97**, Abtgl. I, 264 ff. 1888.
1904. — Über eine auffallend rasche autonome Blattbewegung bei Oxalis hedysaroides H. B. K. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **22**, 372 ff. 1904.
1841. Morren, Ch., Recherches sur le mouvement et l'anatomie des étamines du Sparmannia africana. Nouveaux mémoires de l'acad. de Bruxelles. **14**. 1841.
1887. Müller, O., Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen. Cohns Beiträge z. Biologie der Pflanzen. **4**, 97 ff. 1887.
1883. Müller-Hettlingen, J., Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen. Archiv f. d. gesamte Physiologie. **31**, 193 ff. 1883.
1898. Müller-Thurgau, H., Abhängigkeit der Ausbildung der Traubenbeeren und einiger anderer Früchte von der Entwicklung der Samen. Landwirtschaftl. Jahrb. der Schweiz 135 ff. 1898.
1876. Munk, H., Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Leipzig 1876.
1896. Nagel, W. A., Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena 1896.
1900. Němec, B., Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **18**, 241 ff. 1900.
1901a. — Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. Fünfstücks Beiträge zur wissensch. Botanik. **4**, 186 ff. 1901.
1901b. — Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **36**, 80 ff. 1901.

1901c. Němec, B., Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.
1902. — Die Perception des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **20**, 339 ff. 1902.
1904. — Einiges über den Geotropismus der Wurzeln. Beihefte zum botan. Zentralblatt. **17**, 45 ff. 1904.
1904a. — Die Stärkescheide der Curcubitaceen. Bull. internat. de l'académ. des sciences de Boheme. 1904. Sep.-Abdr.
1905. — Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **23**, 113 ff. 1905.
1898. Nestler, A., Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzber. d. kais. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **107**, Abt. I. 708 ff. 1898.
1902. Newcombe, F. C., The rheotropism of roots. Botanic. Gazette. **33**, 177 ff. 1902.
1902a. — The sensory zone of roots. Annals of botany. **16**. 429 ff. 1902.
1902b. — Sachs' angebliche thigmotropische Kurven an Wurzeln waren traumatisch. Beihefte z.. botan. Zentralblatt. **12**, 243 ff. 1902.
1904. — Thigmotropism of terrestrial roots. Beihefte zum botan. Zentralblatt. **17**, 61 ff. 1904.
1860. Nitschke, Th., Über die Reizbarkeit der Blätter von Drosera rotundifolia. Botanische Zeitung. **18**, 229 ff. 1860.
1885. Noll, F., Über die normale Stellung zygomorpher Blüthen und ihre Orientirungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. **3**, 189 ff. 315 ff. 1885.
1892. — Die Orientirungsbewegungen dorsiventraler Organe. Flora, **76**, 265 ff. 1892.
1894. — Eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Botan. Zentralbl. **60**, 129 ft. 1894.
1900. — Über die Körperform als Ursache von formativen und Orientirungsreizen. Sitzber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde Bonn. S. 1 ff. 1900.
1900a. — Über den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. Thiels Landwirtsch. Jahrb. **29**, 361 ff. 1900.
1902. — Zur Keimungs-Physiologie der Cucurbitaceen. Thiels Landwirtsch. Jahrb. **30**. Ergzgsbd. III. 145 ff. 1902.
1902a. — Über Fruchtbildung ohne vorausgegangene Bestäubung (Parthenocarpie) bei der Gurke. Sitzber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde Bonn. 1902.
1887. Oliver, F. W., On the sensitive labellum of Masdevallia muscosa Rch. f. Annals of botany. **1**, 237 ff. 1887.
1887a. — Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Vorläuf. Mitteilg. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **5**, 162 ff. 1887.
1859. Oudemans, C. A. J. A., Over de prikkelbaarheid de bladen van Dionaea muscipula Ellis. Verslagen en mededeelingen d. koninkl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Natuur. kunde. **9**, 320 ff. 1859.
1889. Palla, E., Über Zellhautbildung und Wachsthum kernlosen Protoplasmas. Vorläuf. Mitteilg. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **7**, 330 ff. 1889.
1890. — Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten. Flora **73**, 314 ff. 1890.
1871. Pfeffer, W., Studien über Symmetrie und specifische Wachsthumsursachen. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. **1**, 77 ff. 1871.
1873. — Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.
1873a. — Über Fortpflanzung des Reizes bei Mimosa pudica. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **9**, 308 ff. 1873.
1884. — Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus d. botan. Instit. Tübingen. **1**, 363 ff. 1884.
1885. — Zur Kenntniss der Kontaktreize. Untersuchungen aus d. botan. Institute Tübingen. **1**, 483 ff. 1885.

1890. Pfeffer, W., Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandlgn. d. math.-phys. Kl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. **16**, 185 ff. 1890.
1894. — Geotropic sensitiveness of the root-tip. Annals of botany. **8**, 317 ff. 1894.
1894a. — Über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Ber. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Leipzig. Math.-nat. Kl. **46**, 168 ff. 1894.
1896. — Über die Steigerung der Athmung und der Wärmeproduktion nach Verletzung lebensthätiger Pflanzen. Ber. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Leipzig. Math.-nat. Kl. **48**, 384 ff. 1896.
1896a. — Über den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Ebenda 505 ff.
1904. — Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. **2**. Leipzig 1904.
1904. Piccard, A., Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **40**, 94 ff. 1904.
1904. Plowman, A. B., Electrotropism of roots. The american journal of science. 4. ser. **18**, 228 ff. 1904.
1900. Pollock, J. B., The mechanism of root curvature. Botanical Gazette. **29**, 1 ff. 1900.
1874. Prillieux, Ed., Sur les conditions qui déterminent le mouvement des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea canadensis. Comptes rendus. **78**, 750 ff. 1874.
1903. Prowazek, Studien zur Biologie der Zelle. Zeitschr. f. allgem. Physiologie. **2**. 1903.
1904. Raunkiaer, C., Comment les plantes géophytes à rhizomes apprécient la profondeur où se trouvent placés leurs rhizomes. Bullet. de l'acad. royale d. sciences de Danemark. 1094. Nr. 5. S. 329 ff.
1885. Reiche, C., Über anatomische Veränderungen, welche in den Perianthkreisen der Blüthen während der Entwickelung der Frucht vor sich gehen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **16**, 638 ff. 1885.
1887. — Beiträge zur Anatomie der Inflorescenzachsen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **5**, 310 ff. 1887.
1878. Reinke, J., Über eine Fortpflanzung des durch die Befruchtung erzeugten Wachsthums-Reizes auf vegetative Glieder. Nachr. d. k. Gesellsch. d. Wiss. Göttingen. S. 473 ff. 1878.
1896. Richards, H. M., The respiration of wounded plants. Annals of botany. **10**, 531 ff. 1896.
1897. — The evolution of heat by wounded plants. Annals of botany. **11**, 29 ff. 1897.
1902. Richter, E., Zur Frage nach der Function der Wurzelspitze. Inaug.-Dissert. Freiburg i. Breisg. Wien 1902.
1899. Rimbach, A., Das Tiefenwachstum der Rhizome. Fünfstücks Beiträge z. wissenschaftl. Botanik. **3**, 177 ff. 1899.
1899. Rosenberg, O., Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia L. Upsala 1899.
1782. Roth, A. W., Beiträge zur Botanik. Bremen. **1**. 1782.
1892. Rothert, W., Über die Fortpflanzung des heliotropischen Reizes. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **10**, 374 ff. 1892.
1894. — Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie d. Pflanzen. **7**, 1 ff. 1894.
1894a. — Die Streitfrage über die Function der Wurzelspitze. Flora. **79**, 179 ff. 1894.
1865. Sachs, J., Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
1873. — Über Wachsthum und Geotropismus aufrechter Stengel. Flora. **56**, 321 ff. 1873.
1874. — Über das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln II. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. **1**, 584 ff. 1874.
1879. — Über orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. **2**, 226 ff. 1879.
1880. — Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. **2**, 452 ff. 1880.
1905. Sammet, R., Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. **41**, 611 ff. 190.

1902. Schellenberg, H. C., Untersuchungen über die Lage der Bestockungsknoten beim Getreide. Forschungen auf d. Gebiete der Landwirtsch. Frauenfeld 1902.
1892. Schenck, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. **1.** Jena 1892.
1882. Schimper, A. F. W., Notizen über insektenfressende Pflanzen. Botanische Zeitung. **40**, 225 ff. 1882.
1885. — Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **16**, 1 ff, 1885.
1879. Schmitz, F., Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschrift d. Naturf. Gesellsch. in Halle. 275 ff. 1879.
1887. Scholtz, M., Die Nutation der Blüthenstiele der Papaver-Arten und der Sprossenden von Ampelopsis quinquefolia Michx. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. **5**, 373 ff. 1887.
1892. Schwendener, S. und Krabbe, G., Über die Orientirungstorsionen der Blätter und Blüthen. Abhandlgn. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1892. S. 1 ff.
1894. Spalding, V. M., The traumatropic curvature of roots. Annals of botany. **8**, 423 ff. 1894.
1874. Stein, B., Über Reizbarkeit der Blätter von Aldrovanda. Botanische Zeitung. **32**, 191, 389. 1874.
1891. Stich, C., Die Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. Flora. **74**, 1 ff. 1891.
1878. Strasburger, E., Über Polyembryonie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **12**, 647 ff. 1878.
1886. — Über fremdartige Bestäubung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **17**, 50 ff. 1886.
1888. — Über Kern- und Zelltheilung. Histolog. Beiträge. Jena. **1.** 1888.
1897. Strasburger, E., Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **30**, 375 ff. 1897.
1901. — Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **36**, 493 ff. 1901.
1884. Stahl, E., Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **2**, 383 ff. 1884.
1884. Tangl, E., Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzber. d. k. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **90**, Abtlg. I, 10 ff. 1884.
1897. Townsend, Ch. O., The correlation of growth under the influence of injuries. Annals of botany. **11**, 509 ff. 1897.
1897a. — Der Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **30**, 484 ff. 1897.
1895. Tretjakow, S., Die Betheiligung der Antipoden in Fällen der Polyembryonie bei Allium odorum L. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **13**, 13 ff. 1895.
1883. Treub, M., Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. **3**, 44 ff. 1883.
1883a. — L'action des tubes polliniques sur le développement des ovules chez les Orchidées. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. **3**, 122 ff. 1883.
1902. Trzebiński, M. J., Über den Einfluss verschiedener Reize auf das Wachsthum von Phycomyces nitens. Anzeiger d. Akad. d. Wissensch. Krakau. Math.-nat. Kl. 1902. S. 112 ff.
1902. Tschermak, E., Über den Einfluss der Bestäubung auf die Ausbildung der Fruchthüllen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **20**, 7 ff. 1902.
1904. — Über künstliche Auslösung des Blühens beim Roggen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **22**, 445 ff. 1904.
1872. Velten, W., Über die Verbreitung der Protoplasmabewegungen im Pflanzenreiche. Botanische Zeitung. **30**, 645 ff. 1872.
1892. Verworn, M., Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Archiv f. d. gesamt. Physiol. **51**, 1 ff. 1892.
1904. — Die Lokalisation der Atmung in der Zelle. Festschrift zum 70. Geburtstage von E. Haeckel. Jena 1904. S. 563 ff.

1878/84. Vöchting, H., Über Organbildung im Pflanzenreich. **1.** 1878. **2.** 1884. Bonn.
1882. — Die Bewegungen der Blüthen und Früchte. Bonn 1882.
1885. — Über die Regeneration der Marchantieen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **16**, 367 ff. 1885.
1887. — Über die Bildung der Knollen. Bibliotheca botanica. **4**. Kassel 1887.
1888. — Über die Lichtstellung der Laubblätter. Botanische Zeitung. **46**. 501 ff. 1888.
1892. — Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
1895. — Zu T. A. Knights Versuchen über Knollenbildung. Botanische Zeitung. **53**, 79 ff. 1895.
1900. — Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **34**, 1 ff. 1900.
1872. De Vries, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg **1**, 223 ff. 1872.
1873. — Längenwachsthum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken. Arbeiten des botan. Instituts Würzburg. **1**, 303 ff. 1873.
1886. — Über die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Botanische Zeitung. **44**, 1 ff. 1886.
*1899. Wachtel, M., Zur Frage über den Geotropismus der Wurzeln. Berichte d. neurussisch. Gesellsch. d. Naturf. Odessa. **23**. 1899. I. (russisch.)
1881. Wiesner, J., Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien 1881.
1884. — Note über die angebliche Function der Wurzelspitze beim Zustandekommen der geotropischen Krümmung. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. **2**, 72 ff. 1884.
1884a. — Untersuchungen über die Wachsthumsbewegungen der Wurzeln. Sitzber. d. k. Akad. Wien. **89**, Abtlg. I, 223 ff. 1884.
1901. — Die Stellung der Blüten zum Lichte. Biologisches Zentralblatt. **21**, 801 ff. 1901.
1902. Winkler, Hans, Über die Regeneration der Blattspreite bei einigen Cyclamen-Arten. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **20**, 81 ff. 1902.
1887. Worgitzky, G., Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora. **70**, 2 ff. 1887.
1885. Wortmann, J., Über den Thermotropismus der Wurzeln. Botanische Zeitung. **43**, 193 ff. 1885.
1887. — Zur Kenntniss der Reizbewegungen. Botanische Zeitung. **45**, 785 ff. 1887.

Zitierte Literatur zum II. Teil.

Die mit einem Stern versehenen Arbeiten konnte ich mir trotz mancher Bemühungen nicht im Original zugänglich machen. Ihr Inhalt wurde nur nach Referaten berücksichtigt.

1876. Balfour, Thos. A, G., Account of some experiments on Dionaea muscipula. Transact. and proceed. of the botanic. soc. Edinburgh. **12**, 334 ff. 1876.

1877. Batalin, A., Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen. Flora. **60**, 33 ff. 1877.

1904. Baur, E., Zur Ätiologie der infektiösen Panachierung. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **22**, 453 ff. 1904.

1906. — Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss. 1906. I. 11 ff.

1899. Beer, Th., Bethe, A., Uexküll, J. v., Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Biologisches Zentralblatt. **19**, 517 ff. 1899.

1905. Beijerinck, M. W. u. Raut, A., Wundreiz, Parasitismus und Gummifluss bei den Amygdaleen. Bakteriologisches Zentralblatt. **15**, 366 ff. 1905.

1866. Bert, Paul, Recherches sur les mouvements de la sensitive (Mimosa pudica L.). Mémoires de la soc. des sciences phys. et nat. Bordeaux. **4**, 11 ff. 1866.

1870. — Recherches sur les mouvements de la sensitive. 2. Mémoire. Ebenda. **8**, 1 ff. 1870.

1903. Bethe, A., Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

1895. Biedermann, W., Elektrophysiologie. Jena 1895.

1902. — Elektrophysiologie. Ergebnisse der Physiologie. **1**. II, 120 ff. 1902.

1892. Bonnier, G., Recherches expérimentales sur les variations de pression dans la sensitive. Revue générale de botanique. **4**, 513 ff. 1892.

1899. Borzì, A., L'apparato di moto delle Sensitive. Rivista di Scienze Biologiche. **4**. 1899. Sep.-Abdr.

1902. Bose, J. Ch., Electric response in ordinary plants under mechanical stimulus. Journal of the Linnean society. Botany. **35**, 275 ff. 1901/04.

1902a. — Response in the living and non living. London 1902.

1903. — On the electric pulsation accompanying automatic movements in Desmodium gyrans DC. Journal of the Linnean society. Botany. **35**, 405 ff. 1901/04.

1848. Brücke, E., Über die Bewegungen der Mimosa pudica. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1848. 434 ff. (Auch Ostwalds Klassiker der exakt. Wissensch. Nr. 95. 35 ff.)

1905. Buchanan, F., An electrical response to excitation in Desmodium gyrans. Journal of physiology. **33**, VIII ff. 1905/06.

1854. Buff, H., Über die Electricitätserregung durch lebende Pflanzen. Annalen der Chemie und Pharmacie. **12**, 76 ff. 1854.

1877. Burdon-Sanderson, J. and Page, F. J. M., On the mechanical effects and on the electrical disturbance consequent on excitation of the leaf of Dionaea muscipula. Proceedings of the royal society. London. **25**, 411 ff. 1877.

1873. Burdon-Sanderson, J., Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of Dionaea muscipula. Ebenda. **21**, 495 ff. 1873.

1882. — On the electromotive properties of the leaf of Dionaea in the excited and unexcited states. Philosoph. transactions of the royal society. London. **173**, I, 1 ff. 1882.

1882a. — Die elektrischen Erscheinungen am Dionaeablatt. Biologisches Zentralblatt. **2**, 481 ff. 1882.

1888. — On the electromotive properties of the leaf of Dionaea in the excited and unexcited states. Second paper. Philosoph. transactions of the royal society. London B. **179**, 417 ff. 1888.

1889. — Die elektrischen Erscheinungen am Dionaea-Blatt. Biologisches Zentralblatt. **9**, 1 ff. 1889.

1875. Cohn, F., Über die Funktion der Blasen von Aldrovanda und Utricularia. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. **1**, Heft 3. 71 ff. 1875.

*1887. Cunningham, D. D., On the phenomena of propagation of movement in Mimosa pudica. Scientific memoirs by medical officers of the army of India. Calcutta. **3**, 83 ff. 1887.

1895. — The causes of fluctuations in turgescence in the motor organs of leaves. Annals of the royal botanical garden. Calcutta. **6**. 1895.

1897a. Czapek, F., Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Sitzber. d. mat.-nat. Kl. d. k. k. Akad. Wien. **106**, I. 117 ff. 1897.

1898. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **32**, 175 ff. 1898.

1902. — Stoffwechselprozesse in der geotropisch gereizten Wurzelspitze und in phototropisch sensiblen Organen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. XX. 1902. 464 ff.

1876. Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Übersetzt von V. Carus. Stuttgart 1876.

1882. Detlefsen, E., Über die von Ch. Darwin behauptete Gehirnfunction der Wurzelspitzen. Arbeit. d. botan. Instit. Würzburg. **2**, 627 ff. 1882.

1899. Dubois, R., Sur la bioélectrogénèse chez les végétaux. Comptes rendus de la société de Biologie. **51**, 923 ff. 1899.

1824. Dutrochet, H., Observations sur les mouvements de la sensitive (Mimosa pudica). Recherches anatom. et physiol. sur la structure intime des animaux et des végétaux. Paris 1824. 52 ff.

1837. — De l'excitabilité végétale et des mouvements dont elle est la source. Mém. pour servir à l'histoire anatom. et physiol. des végét. et des anim. Paris 1837.

1905. Errera, L., Conflits de préséance et excitations inhibitoires chez les végétaux. Bull. d. l. soc. roy. de botanique de Belgique. **42**, I. 27 ff. 1905.

1885. Fischer, A., Über den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **3**, 230 ff. 1885.

1902. Fitting, H., Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Vorläuf. Mitteilung Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **20**, 373 ff. 1902.

1903. — Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wissensch. Botanik **38**, 545 ff. 1903.

1903a. — Referat über Kretzschmar, P. Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. Botanische Zeitung. **61**, 360 ff. 1903.

1904. — Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei Mimosa. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **39**, 424 ff. 1904.

1905. — Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **41**, 221 ff. 1905.

1872. Frank, B., Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äussere Ursachen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **8**, 216 ff. 1872.

1884. Gardiner, W., On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cell. Philosoph. Transactions of the royal society. London. **3**, 817 ff. Auch Arbeiten des botan. Instit. Würzburg. **3**, 52 ff.

1886. — On the phenomena accompanying stimulation of the gland-cells in the tentacles of Drosera dichotoma. Proceedings of the roy. society London. **39**, 229 ff. 1886.

1905. Goebel, K., Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora. **95**, 384 ff. 1905.

1887. Gruber, A., Kleinere Mitteilungen über Protozoënstudien. Ber. d. naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. B. **2**, 89 ff. 1887.

1892. Haake, O., Über die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen. Flora. **75**, 455 ff. 1892.

1890. Haberlandt, G., Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze. Leipzig 1890.

1898. — Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei Biophytum sensitivum DC. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. 2. Suppl. 33 ff. 1898.

1901. — Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.

1901a. — Über Reizleitung im Pflanzenreich. Biologisches Zentralblatt. **21**, 369 ff. 1901.

1901b. — Über fibrilläre Plasmastructuren. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **19**, 569 ff. 1901.

1904. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.
1880. Hanstein, J. von, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880.
1892. Hauptfleisch, P., Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **24**. 1892. 173 ff.
1874. Heckel, E., Du mouvement dans les stigmates bilabiés des Scrophularinés, des Bignoniacées et des Sésamées. Comptes rendus de l'Acad. des sciences Paris. **79**, 702 ff. 1874.
871. Hermann, L., Über Ströme an Pflanzen. Archiv f. d. gesamte Physiologie. 4, 155 ff 1871.
1894. Hertz, H., Prinzipien der Mechanik. 1894.
1901. Hill, A. W., The distribution and character of „connecting threads" in the tissues of Pinus sylvestris and other allied species. Philosophical transactions of the royal society. London B. **194**, 83 ff. 1901.
1903. — Notes on the histology of the sieve-tubes of certains angiosperms. Annals of botany. **17**, 265 ff. 1903.
1901. van t'Hoff, J. H, Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie. 2. Aufl. 1901. Heft 1.
1902. Irgang, G., Über saftausscheidende Elemente und Idioplasten bei Tropaeolum majus L. Sitzber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Math.-nat. Kl. Abt. I. **111**, 723 ff. 1902.
1891. Jost, L., Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Botanische Zeitung. **49**, 485 ff. 1891.
1893. — Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefässbildung in der Pflanze. Botanische Zeitung. **51**, 89 ff. 1893.
1861. Jürgensen, Th, Über die in den Zellen der Vallisneria spiralis stattfindenden Bewegungserscheinungen. Studien d. physiologischen Instituts Breslau, herausgegeben v. R. Heidenhain. 1. Heft. 87 ff. Leipzig 1861.
1890. Keller, J. A., Über Protoplasma-Strömung im Pflanzenreich. Inaug.-Diss. Zürich 1890.
1891. Kienitz-Gerloff, F., Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Botanische Zeitung. **49**, 1 ff. 1891.
1902. — Neue Studien über Plasmodesmen. Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. **20**, 93 ff. 1902.
1884. Klebs, G., Über die neueren Forschungen betreffs der Protoplasmaverbindungen benachbarter Zellen. Botanische Zeitung. **42**, 443 ff. 1884.
1903. Koernicke, M., Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **21**, Generalv.-Heft 66 ff. 1903.
1900a. Kohl, F. G., Dimorphismus der Plasmaverbindungen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **18**, 364 ff. 1900.
1904. Kretzschmar, P., Über Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **39**, 273 ff. 1904.
1900. Kuhla, F., Die Plasmaverbindungen bei Viscum album. Mit Berücksichtigung des Siebröhrensystems von Cucurbita Pepo. Botanische Zeitung. **58**, 29 ff. 1900.
1881. Kunkel, A. J., Electrische Untersuchungen an pflanzlichen und thierischen Gebilden. Archiv f. d. gesamte Physiologie. **25**, 342 ff. 1881.
1882. — Über electromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzentheilen. Arbeit. d. botan. Instit. Würzburg. **2**, 1 ff. 1882.
1899. Loeb, J., Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie. Leipzig 1899.
1905. Mac Callum, W. B., Regeneration in plants. Botanical Gazette. **40**, 97 ff.; 241 ff. 1905.
1895. Mac Dougal, D. T., The transmission of stimuli-effects in Mimosa pudica. Ebenda. **20**, 44 ff. 1895.
1896. — The mechanism of movement and transmission of impulses in Mimosa and other „sensitive" plants: a review with some additional experiments. Ebenda. **22**, 293 ff. 1896.

1899. Mac Dougal, D. Th., Transmission of impulses in Biophytum. Botanisches Zentralblatt. **77**, 297 ff. 1899.
1892. Macfarlane, J. M., Contributions to the history of Dionaea muscipula Ellis. Contribut. from the botan. laboratory University Pennsylvania. **1**, 7 ff. 1892.
1839. Meyen, F. J. F., Neues System der Pflanzen-Physiologie. **3**. 1839.
1897. Meyer, A., Über die Methoden zur Nachweisung der Plasmaverbindungen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **15**, 166 ff. 1897.
1902. — Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe. Botanische Zeitung. **60**, 139 ff. 1902.
1901. Miehe, H., Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora. **88**, 105 ff. 1901.
1902. — Über correlative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **37**, 527 ff. 1902.
*1904. Montemartini, L., Sulla relazione tra lo sviluppo della lamina fogliare e quello dello xilema delle traccie e nervature corrispondenti. Atti dell' Ist. Botanic. Univers. Pavia. **10**. 1904.
1886. Moore, Studies of vegetable Biology. I. Observations on the continuity of protoplasm. Journal of the Linnean society. Botany. **21**, 595 ff. 1886.
1841. Morren, Ch., Recherches sur le mouvement et l' anatomie des étamines du Sparmannia africana. Nouveaux mémoires de l'acad. de Bruxelles. **14**. 1841.
1906. Müller, Heinrich, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen. Botanische Zeitung. **64**, 53 ff. 1906.
1876. Munk, H., Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Leipzig 1876.
1884. Naegeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig 1884.
1901. Němec, B., Die Bedeutung der fibrillären Strukturen bei den Pflanzen. Biologisches Zentralblatt. **21**, 529 ff. 1901.
1901a. — Der Wundreiz und die geotropische Krümmungsfähigkeit der Wurzeln. Fünfstücks Beiträge z. wissensch. Botanik. **4**, 186 ff. 1901.
1901b. — Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **36**, 80 ff. 1901.
1901c. — Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena 1901.
1905. — Über Regenerationserscheinungen an angeschnittenen Wurzelspitzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. **23**, 113 ff. 1905.
1905b. — Studien über Regeneration. Berlin 1905.
1898. Nestler, A., Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitzber. d. kais. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **107**, Abt. I. 708 ff. 1898.
1902. Newcombe, F. C., The rheotropism of roots. Botanic. Gazette. **33**, 177 ff. 1902.
1902a. — The sensory zone of roots. Annals of botany. **16**, 429 ff. 1902.
1860. Nitschke, Th., Über die Reizbarkeit der Blätter von Drosera rotundifolia. Botanische Zeitung. **18**, 229 ff. 1860.
1903. Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biologisches Zentralblatt. **23**, 281 ff. 1903.
1887. Oliver, F. W., On the sensitive labellum of Masdevallia muscosa Rch. f. Annals of botany. **1**, 237 ff. 1887.
1887a. — Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben. Vorläuf. Mitteilung. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch. V. 1887. S. 162 ff.
1892. Oltmanns, F., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora. **75**, 183 ff. 1892.
1890. Ostwald, W., Elektrische Eigenschaften halbdurchlässiger Scheidewände. Zeitschr. f. physikal. Chemie. **6**, 71 ff. 1890.
1873. Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen. Leipzig 1873.

1873a. Pfeffer, W., Über Fortpflanzung des Reizes bei Mimosa pudica. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **9**. 308 ff. 1873.
1881. — Pflanzenphysiologie. 1. Aufl. Leipzig 1881.
1885. — Zur Kenntniss der Kontaktreize. Untersuchungen aus d. botan. Institute Tübingen. I. 483 ff.
1896a. — Über den Einfluss des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Ber. der kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. Leipzig. Math.-nat. Kl. **48**, 505 ff. 1896.
1897. — Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. I. Leipzig 1897.
1904. — Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. II. Leipzig 1904.
1903. Plowman, A., Electromotive force in plants. American journal of science. 4. sér. **15**, 94 ff. 1903.
1900. Pollock, J. B., The mechanism of root curvature. Botanical Gazette. **29**, 1 ff. 1900.
1874. Prillieux, Ed., Sur les conditions qui déterminent le mouvement des grains de chlorophylle dans les cellules de l'Elodea canadensis. Comptes rendus. **78**, 750 ff. 1874.
1898. Puriewitsch, K., Physiologische Untersuchungen über die Entleerung der Reservestoffbehälter. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **31**, 1 ff. 1898.
1872. Ranke, J., Untersuchungen über Pflanzenelectricität. Sitzber. d math.-phys. Kl. d. bayr. Akad. d. Wissensch. **2**, 177 ff. 1872.
1782. Roth, A. W., Beiträge zur Botanik. Bremen. **1**, 1782.
1894. Rothert, W., Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. **7**, 1 ff. 1894.
1904. Rumpf, G., Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Inaug.-Diss. Marburg; auch Bibliotheca botanica Heft 62.
1883. Russow, E., Über den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Sitzber. d. Dorpater Naturforsch.-Gesellsch. **6**, 562 ff. 1883.
1865. Sachs, J., Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
1904. Simon, S., Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **40**, 103 ff. 1904.
1882. Strasburger, E., Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.
1893. — Histologische Beiträge Heft V. Jena 1893.
1901. — Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **36**, 493 ff. 1901.
1880. Tangl, E., Über offene Communication zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Ebenda. **12**, 170 ff. 1879/81.
1884. — Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzber. d. k. Akad. Wien. Math.-nat. Kl. **90**, Abt. I, 10 ff. 1884.
1902. Tompa, A., Beiträge zur pflanzlichen Elektrizität. Beihefte z. botan. Zentralblatt. **12**, 99 ff. 1902.
1897. Townsend, Ch. O., The correlation of growth under the influence of injuries. Annals of botany. **11**, 509 ff. 1897.
1897a. — Der Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wissensch. Botanik. **30**, 484 ff. 1897.
1904. Tschirch, A., Über den sogenannten Harzfluss. Flora. **93**, 179 ff. 1904.
1876. Velten, W., Über die wahre Pflanzenelektricität. Botanische Zeitung. **34**, 273 ff. 1876.
1892. Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
1901. Waller, A. D., Electrical response of vegetable protoplasm to mechanical excitation. Journal of physiology. **27**, XXV ff. 1901/02.
1901a. — Researches in vegetable electricity. Archives italiennes de biologie. **36**, 25 ff. 1901.
1902. Wundt, W., Grundzüge der physiologischen Psychologie. 5. Aufl. Bd. I. Leipzig 1902.
1874. Ziegler, M., Sur la transmission de l'irritation d'un point à un autre dans les feuilles des Drosera, et sur le rôle que les trachées paraissent jouer dans ces plantes. Comptes rendus de l'académie des sciences Paris. **78**, 1417 ff. 1874.

I. Teil.

Das Vorkommen von Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen und die Methoden zu ihrem Nachweise.

Einleitung.

Die Zeiten sind längst vorbei, in denen man der Ansicht war, dass die Lebenserscheinungen der Pflanzen und der Tiere eine voneinander völlig unabhängige Erforschung erheischten. Der Entwickelungsgedanke hat wie in der Morphologie so auch auf allen Gebieten der Physiologie zwischen den beiden Organismenreichen zahllose Brücken geschlagen und kein geringerer als Ch. Darwin hat in einer Reihe hervorragender pflanzenphysiologischer Arbeiten durch Entdeckungen von weittragender Bedeutung gezeigt, von welchem ausserordentlich grossen heuristischen Werte die einheitliche Auffassung und die vergleichende Betrachtungsweise der Lebensverrichtungen bei Pflanzen und Tieren für die Einsicht in ihr Lebensgetriebe ist.

In dem Stande der Forschung war es begründet, dass die Pflanzenphysiologie in vieler Hinsicht aus diesen neuen Gesichtspunkten zunächst den grösseren Nutzen gezogen hat. Eines der Hauptergebnisse von fundamentaler Wichtigkeit war die, übrigens schon durch vereinzelte Beobachtungen und Versuche aus früherer Zeit angebahnte und neuerdings auch durch histologische Befunde gestützte, Erkenntnis, dass der Körper der Pflanze nicht nur eine morphologische, sondern auch eine physiologische Einheit ist: ein Organismus mit funktionaler Abhängigkeit seiner Organe und ihrer Teile voneinander und vom Ganzen, im Dienste und zum Nutzen des Ganzen. In der Tat: ebenso zahlreich wie mannigfaltig sind die Beziehungen, welche die Forschung in den letzten Jahrzehnten zwischen den verschiedenen Organen und Organteilen der Pflanze kennen gelehrt hat, Beziehungen, die man in ihrer Gesamtheit ganz allgemein als Korrelationen bezeichnen kann. Wenn wir auch noch weit davon entfernt sind, alle die Wechselbeziehungen zu überschauen, welche die Organe des Pflanzenkörpers zu einem jederzeit und unter sehr verschiedenen Bedingungen einheitlich arbeitenden Organismus machen, so können wir doch schon jetzt soviel sagen, dass kaum eine Veränderung in einem Organe oder in einem seiner Teile ohne grösseren oder geringeren korrelativen Einfluss auf andere Organe und auf den ganzen Organismus ist.

Solche lokale Veränderungen in einem Pflanzenteile, die in nachweisbarer Weise auf andere Teile korrelativ einwirken, können durch recht verschiedene Anlässe ausgelöst werden: bald sind massgebend äussere Ursachen, eine Variation der Aussenbedingungen, in denen sich das Organ gerade befindet (äussere oder externe Reize, Pfeffer, 1904, S. 163); bald ist der Anlass gegeben durch eine Variation der sogenannten Innenbedingungen, die in dem Organe herrschen (interne oder mutualistische oder innere Reize, Pfeffer), wie z. B. durch eine Gestalts- oder Funktionsänderung, die in den Gesetzmässigkeiten der ontogenetischen Entwickelung begründet ist, oder durch die Störung oder Aufhebung des normalen Zusammenhanges, in dem sich das Organ mit anderen Teilen befindet, oder durch die Störung der Funktionen, die es auszuüben hat.

Unter denjenigen korrelativen Wirkungen eines Organes auf ein anderes, die in Veränderungen durch Aussenreize ihren Anlass haben, nimmt nun eine Anzahl eine Sonderstellung ein und ist von besonderem Interesse. Bei vielen korrelativen Wirkungen nämlich sieht es aus, als ob die Wirkung gar nicht durch eine korrelative Verkettung mit einem anderen Organe zustande gekommen sei, sondern als ob sie eine direkte Reaktion auf den Aussenreiz sei, obwohl der Reiz doch nachweislich nicht das reagierende Organ, sondern einen ganz anderen, mit dem Reaktionsorgane nur irgendwie korrelativ verketteten Teil betroffen hatte. In der Tat entsprechen viele (doch nicht alle) dieser Art von korrelativen Wirkungen an Pflanzenorganen in jeder Hinsicht nach Qualität und Quantität den Reaktionen, die an ihnen derselbe Aussenreiz auslöst, wenn er die reagierenden Organe direkt trifft, also auf sie nicht nur indirekt durch ihre korrelative Verkettung mit anderen Organen einwirkt, die er beeinflusst. Es sind dies diejenigen korrelativen Wirkungen, bei denen man aus der Trennung der Perzeptions- und Reaktionszone vornehmlich auf das Vorhandensein von Reizleitungen im Pflanzenreiche hat schliessen können.

Es wäre aber durchaus verfehlt, wollte man annehmen, dass nur bei diesen korrelativen Beziehungen Reizleitungsvorgänge im Spiele seien. Gerade die typischen Fälle von Reizverkettungen machen es höchst wahrscheinlich, dass auch sonst bei korrelativen Beziehungen anderer Art zwischen Pflanzenteilen, soweit sie nicht allein auf Ernährungseinflüssen beruhen, oft Reizleitungen massgebend sind. Wenn wir auch zurzeit vielfach noch nicht in der Lage sind, dieselben im einzelnen nachzuweisen, ihre Bahnen und ihr Wesen zu präzisieren, so dürfen wir nach den bisherigen Erfahrungen der Forschung doch jetzt schon sagen, dass offenbar in der Pflanze wie im Tiere Reizleitungsvorgänge der allermannigfaltigsten Art, die zum Teil den Transmissionen in den tierischen Nerven entsprechen dürften, zwischen allen Organen stattfinden und zur Unterhaltung des Lebensgetriebes von grösster Bedeutung sind. Dass auch in dieser Hinsicht zwischen Pflanze und Tier

weitgehendste Übereinstimmung besteht, ist lange Zeit, besonders auch in den Kreisen der Tierphysiologen, gänzlich übersehen worden, indem man der Meinung war, dass eine funktionelle Verkettung, wie sie beim Tiere vornehmlich durch das Nervensystem bewirkt wird, bei der Pflanze nicht möglich sei, weil ihr die den Nerven entsprechenden histologischen Differenzierungen völlig fehlen.

Unter diesen Umständen dürfte es auch für den Tierphysiologen nicht ohne Interesse sein, zu sehen, welche Ergebnisse die bisherige Forschung über die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen gezeitigt hat, zwischen welchen Pflanzenteilen und mit welchen Methoden sich solche Reizleitungen mit Sicherheit haben nachweisen lassen, auf welchen Bahnen die Leitung stattfindet, mit welcher Geschwindigkeit sie erfolgt und was wir über das Wesen der verschiedenen Leitungsvorgänge wissen. Könnte es doch sein, dass durch eine solche Zusammenfassung auch die Forschung am Tierorganismus in dieser oder jener Hinsicht Anregungen fände.

Da aber bisher eine zusammenhängende Darstellung der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen überhaupt nicht gegeben wurde[1]), so ist diese Zusammenstellung nicht nur für den Tierphysiologen, sondern auch für den Pflanzenphysiologen bestimmt. Deshalb wurde möglichste Vollständigkeit in der Aufzählung der sicher festgestellten Tatsachen und eine kritische Behandlung einander bekämpfender Hypothesen und Meinungen angestrebt. Wenn meine Darstellung also auch darauf ausgeht, die Tatsachen, aus denen mit Sicherheit auf das Vorkommen von Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen geschlossen werden konnte, möglichst erschöpfend zu behandeln, so habe ich eine gleiche Vollständigkeit gegenüber solchen Beobachtungen, aus denen sich nur vermutungsweise auf Reiztransmissionen schliessen lässt, nicht im Auge gehabt. Das gilt vor allem für alle korrelativen Beziehungen, die auf Innenreizen beruhen. Bei ihnen werden noch langwierige, mühsame Forschungen dazu nötig sein, bis sich ein sicheres Urteil über die Vermittelung der Korrelationen wird fällen lassen. Ich habe mich deshalb darauf beschränkt, aus der grossen Zahl solcher korrelativer Beziehungen durch Innenreize diejenigen herauszugreifen, bei denen reifliche Überlegung die Annahme von Reiztransmissionen nahelegt, um mit ihrer Hilfe zu zeigen, wie notwendig Reizleitungsvorgänge für die verschiedensten Lebenserscheinungen bei den Pflanzen sein dürften. —

---

[1]) In dem gross angelegten Handbuche Pfeffers (1904), das für lange Zeiten die Grundlage weiterer pflanzenphysiologischer Forschungen bilden wird, sind die Reizleitungsvorgänge nicht im Zusammenhange behandelt, so dass es nicht leicht ist, aus ihm einen Überblick über die bisherigen Forschungsergebnisse zu bekommen. Ich möchte aber darauf hinweisen, dass Pfeffer der erste gewesen ist, der in der ersten, im Jahre 1881 erschienenen Auflage dieses Werkes im Anschlusse an die Beobachtungen von Darwin mit Nachdruck auf die grosse Bedeutung der Reizleitungsvorgänge für das Lebensgetriebe der Pflanzen hingewiesen hat.

Abschnitt I.

Reizleitungen veranlasst durch Aussenreize.

A. Reizleitungsvorgänge bei vielzelligen Pflanzen.

1. Leitung von Stossreizen und ähnlichen Reizen.

a) Mimosa (Mimosaceen).

Zu den auch in tierphysiologischen Kreisen am längsten bekannten Beispielen von Reizleitungserscheinungen bei Pflanzen gehört die Mimose oder Sinnpflanze, Mimosa pudica. Die Vorgänge, die man an ihr beobachtet hat, seien deshalb zuerst beschrieben. Diese Pflanze besitzt eine

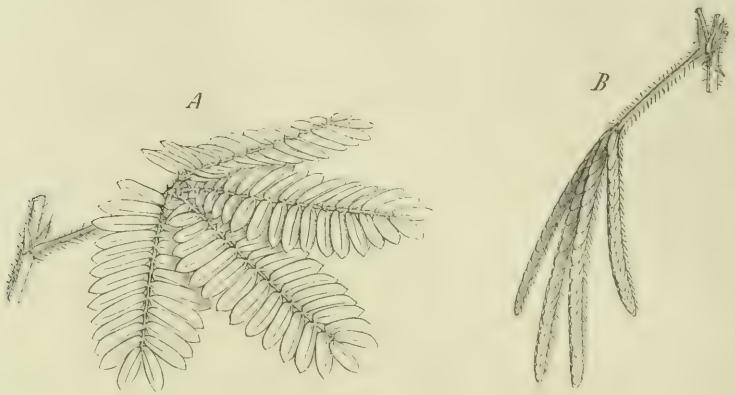

Fig. 1.

Blätter von Mimosa pudica; *A* in ungereiztem, *B* in gereiztem Zustande.
Nach Duchatre (aus Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie).

hohe Empfindlichkeit für Erschütterungen und Stossreize, die sich in höchst charakteristischen und auffälligen Bewegungen der Blätter äussert. Die Einzelblättchen der doppelt gefiederten Blätter sind in ungereiztem Zustande zu einer nahezu horizontalen Blattfläche ausgebreitet, die von dem unter einem Winkel von etwa 30° mit dem Horizonte schräg nach aufwärts gerichteten Hauptblattstiele getragen wird (Fig. 1 A). Die Fiederblättchen sind aber, wie es der doppelten Fiederung des Blattes entspricht, nicht direkt an diesem Hauptblattstiele, sondern paarweise in grösserer Zahl (15—25) unter Winkeln von 90° an zwei Paaren von Sekundärblattstielen (oder Fiederstrahlen) befestigt. Diese Sekundärblattstiele spreizen von dem Hauptblattstiele so, dass jeder Strahl des unteren Paares annähernd unter rechtem Winkel von dem Primärblattstiele absteht, die Strahlen des oberen, apikalen Paares aber nach vorne zusammenneigend etwa einen Winkel von 60° miteinander bilden.

Wird eine solche Mimose, die sich in günstigen Aussenbedingungen befindet, wie sie bei uns etwa in einem Warmhause gegeben sind, durch eine Erschütterung gereizt, so tritt eine plötzliche Veränderung des Bildes ein (Fig. 1 B): Der Hauptblattstiel führt sofort eine energische Abwärtsbewegung um 80 bis 100° aus, die in der gelenkartigen Verbindungsstelle zwischen Blattstiel und Sprossachse, dem sog. „Hauptgelenke", erfolgt; die Sekundärblattstiele (oder Fiederstrahlen) bewegen sich in ähnlichen, an ihrer Basis ausgebildeten Gelenken ebenso schnell nach vorwärts, die Winkel, die sie miteinander bilden, verkleinernd, so dass sie sich in Verlängerung des Hauptblattstieles einander nähern, und die Fiederblättchen klappen nach aufwärts zusammen, indem sie sich gleichzeitig schräg nach der Blattspitze hin bewegen, bis sie sich dachziegelig decken.

Es ist nun nicht nötig, die ganze Pflanze oder auch nur einen ihrer Zweige zu erschüttern, um diese mit grosser Geschwindigkeit eintretenden und ablaufenden Reizbewegungen auszulösen. Es genügt, wenn man eines der Bewegungsgelenke an dem zusammengesetzten Blatte auf derjenigen Seite berührt, nach welcher hin die Reizbewegung erfolgt: entweder das Hauptgelenk an der Basis des Primärstieles oder die Sekundärgelenke an der Basis der Sekundärstiele (siehe dazu z. B. Haberlandt 1890, S. 59 ff.). Doch nimmt die Reaktion alsdann einen lokalen Charakter an; sie bleibt auf das berührte Gelenk beschränkt. Trotzdem geht auch aus diesen Versuchen ganz augenscheinlich hervor, dass von der berührten Stelle eine Reiztransmission in das Innere des Gelenkes, die Bewegung auslösend, erfolgt; denn empfindlich für den leichten, durch die Berührung gegebenen Stossreiz sind nur die direkt berührten Zellen (Pfeffer 1873, S. 37).

Berührt man dagegen eines der kleinen Gelenke, welche die Fiederblättchen mit den Sekundärblattstielen verbinden, so kann man namentlich an jugendlichen, lebensfrischen Blättern leicht sehen, dass die Reaktion nicht nur das berührte Gelenk ergreift: Kurze Zeit, nachdem sich das berührte Blättchen aufgerichtet hat, folgt das andere Blättchen des Paares nach, alsdann klappen sich nacheinander in schneller Folge die sämtlichen anderen Blättchenpaare desselben Fiederstrahles in basifugaler und basipetaler Richtung, die zu einem Paare gehörenden meist gleichzeitig, zusammen, zuletzt tritt die entsprechende Reaktion auch in dem Gelenke des Sekundärblattstieles ein. Die Reaktion bleibt aber gewöhnlich auf den einen Sekundärblattstiel beschränkt (Pfeffer 1873a, S. 310). Ist das zusammengesetzte Blatt aber ganz besonders empfindlich, so kann die Bewegung nun weiterhin auch noch die übrigen Fiederstrahlen ergreifen, an denen die Fiederblättchen sich nacheinander in basifugaler Richtung zusammenlegen; ja nach einiger Zeit kann wohl auch eine Senkung des ganzen Blattes in dem Primärgelenke erfolgen. Es ist überaus instruktiv, diese Bewegungen zu beobachten, da man an dem Fortschreiten der Reaktion mit den Augen direkt zu verfolgen

vermag, wie sich der Reiz von dem berührten Fiederblättchen aus nach allen Seiten hin ausbreitet[1]). —

Man kann diese Reizfortpflanzung aber zu einer viel grossartigeren machen, wenn man an Stelle der Berührung eines Fiederblattgelenkes für eine stärkere Reizung der Pflanze sorgt. Dazu ist es nur nötig, eines ihrer Organe in entsprechender Weise zu verwunden. Wenn man vorsichtig ein Stück von einem Fiederblättchen mit der Schere abschneidet oder wenn man mit einem Brennglase eines oder mehrere der Fiederblättchen ansengt (letztere Art der Reizung wirkt am intensivsten, Dutrochet 1824, S. 56; Meyen 1839, S. 525), so richtet sich sofort das verletzte Blättchen auf, gleich danach das andere Blättchen des Paares und nun schreitet die Reaktion in der schon beschriebenen Weise wiederum über den Sekundärblattstiel und stets auch über das ganze übrige Blatt fort (Meyen 1839, S. 522 ff., Pfeffer 1873a): Zuerst senkt sich der Primärblattstiel, nachdem sich die Blättchen an dem verwundeten Fiederstrahl zusammengelegt haben (Pfeffer 1873a, S. 310, 318 ff.), hierauf erst beginnen die Blättchen entweder des nächst unteren oder des opponierten Fiederstrahles oder beide gleichzeitig sich in basifugaler Richtung zusammenzulegen. Die Auslösung der Reizbewegung in den Gelenken der sekundären Blattstiele geschieht kurze Zeit, nachdem ihre Fiederblättchen angefangen haben, sich zusammenzuklappen (Pfeffer 1873a, S. 319).

Die Reaktion bleibt jetzt aber nicht auf das eine Blatt beschränkt: Der Senkung des Primärblattstieles folgt nach kurzer Zeit eine entsprechende Senkung der Primärblattstiele benachbarter Blätter und zwar annähernd in der Reihenfolge, in welcher sie oberhalb und unterhalb des verwundeten Blattes am Stengel befestigt sind. Schliesslich können sich auch die Fiederblättchen dieser Blätter zusammenklappen, so dass die sämtlichen Blätter eines oder mehrerer Zweige in die Reizstellung übergehen. Freilich müssen die Pflanzen besonders empfindlich und nicht zu hell beleuchtet sein, soll der Reiz sich soweit ausbreiten (Pfeffer 1873a, S. 319).

Um einen solchen Effekt zu erzielen, ist es nicht nötig, gerade ein Fiederblättchen zu verwunden. Die Reaktion breitet sich sogar noch weiter, eventuell auch über die ganze Pflanze aus, wenn man vorsichtig, ohne die Pflanze zu erschüttern, einen tiefen Einschnitt in den Stengel der Pflanze macht (Meyen 1839, S. 520) oder wenn man ein ganzes Blatt abschneidet oder wenn man einen Teil des Stengels oder Blattstieles durch Abbrühen

[1]) Diese Angaben über die Reizfortpflanzung von dem einen Fiederstrahl auf die übrigen Teile des Blattes, nach Berührung eines Blättchengelenkes, beziehen sich auf gelegentliche Beobachtungen von mir. Seltsamerweise findet man in der Literatur genaue Beschreibungen nur über die Art und die Ausbreitung der Reizleitung nach Verwundung eines Blattes, während die Reizausbreitung nach Berührung eines Fiederblattgelenkes immer bloss nebenher erwähnt wird. Eine genauere Untersuchung der Reizausbreitung nach Berührung bei optimalen Aussenbedingungen wäre sonach, namentlich auch zur Beurteilung des Verhältnisses dieses Reizleitungsvorganges zu dem nach Verwundung eintretenden, recht wünschenswert.

oder Verbrennen tötet (Dutrochet 1824, S. 80; Bert 1866, S. 25 ff.). Ja, bei besonders empfindlichen Pflanzen soll sogar eine Verletzung der Wurzel (Dutrochet 1824, S. 76), selbst der Nebenwurzeln (Dutrochet 1837, S. 274; Borzì 1899, S. 2 ff.), genügen, um die Reaktion an den Blättern auszulösen. Dasselbe tritt ein, wenn man mit einem Brennglase die Blütenknospen oder die geöffneten Blüten sengt (Dutrochet 1824, S. 68). — Wo eine Ausbreitung der Reizreaktion bei Mimosa beobachtet wird, erfolgt sie stets in der Weise, dass sie zunächst in der Nähe der gereizten Stelle eintritt und allmählich, allseitig fortschreitend, weiter entfernte Teile ergreift. —

Mimosa pudica ist nicht die einzige Pflanze, bei der wir eine Reizleitung nach einem Stossreize oder nach Verwundungen kennen. Vielmehr gibt es, wie ich noch zeigen werde, bei zahlreichen Pflanzen eine Menge ähnlicher Fälle nicht nur an Blättern, sondern auch an sehr verschiedenen anderen Organen. Immerhin sind bisher nicht allzu viele Objekte bekannt geworden, welche die Erscheinung in so grossartiger Weise wie Mimosa zeigen. Direkt an Mimosa pudica schliessen sich im Verhalten gegen Stossreiz und Verwundung andere Arten derselben Gattung an, wie z. B. M. sensitiva, Spegazzinii u. a. (vgl. Haberlandt 1890, S. 82 ff.). Ähnlich scheinen sich auch die, der Gattung Mimosa nahestehenden, Mimosaceen Desmanthus plenus und Neptunia oleracea zu verhalten; doch wurden sie in dieser Hinsicht bisher ebensowenig näher untersucht wie die Papilionaceen: Aeschynomene sensitiva, Smithia sensitiva u. a., die ebenfalls nach Berührung und, wie es scheint, auch nach Verwundung ihre Fiederblättchen zusammenklappen (Meyen 1839, S. 539 ff.).

b) Biophytum (Oxalidaceen).

Einige interessante Abweichungen zeigen dagegen die Oxalideen, die ihre Fiederblättchen unter dem Einflusse eines Stossreizes bewegen. Von ihnen wurde namentlich Biophytum sensitivum, und zwar von Haberlandt (1898), näher untersucht. Die Blätter dieser Pflanze sind nur einfach und zwar paarig gefiedert. Die Fiederblättchen heben sich nach einer Reizung nicht, sondern legen sich nach unten zusammen. Die Bewegung erfolgt wiederum in den gelenkartig ausgebildeten kurzen Stielen der Fiederblättchen, nicht aber ausserdem im Gelenke des Hauptblattstieles, das kein Bewegungsvermögen besitzt. Die Reizreaktion tritt wie bei Mimosa sowohl nach Erschütterung der ganzen Pflanze, als auch nach Berührung der Bewegungsgelenke ein. Doch scheint die Reaktion bei Reizung durch Berührung meist auf das gereizte Gelenk und das des anderen zum Paare gehörenden Blättchens beschränkt zu bleiben. Manchmal pflanzt sich der Reiz freilich noch auf 2—3 Blättchenpaare fort, die sich aber weniger senken als das berührte. Eine Reizleitung über grössere Strecken lässt sich nur nach Verwundung eines der Fiederblättchen beobachten. Schneidet man ein

Endblättchen ab, so senkt es sich mit dem anderen Paarling nach 4—10 Sekunden, aber nur teilweise. Hierauf senken sich in entsprechender Weise von diesem Blattpaare aus nacheinander die sämtlichen anderen Fiederblättchen des Blattes. Nach 10—20 Sekunden pflanzt sich der Reiz auch auf die übrigen Blätter fort, deren Fiederblättchen sich nun in basifugaler Richtung teilweise senken. Nach kurzer Zeit aber beginnen die Blättchen an dem verwundeten Blatte sich wieder zu heben. Dieser Vorgang wird nach 1 bis 3 Minuten plötzlich unterbrochen: Von der Reizstelle aus senken sich die Blättchenpaare der Reihe nach ebenso rasch wie das erstemal von neuem, ohne eine weitere Reizung durch den Experimentator. Diese sekundären Senkungen breiten sich ebenso wie die primären auch in den benachbarten Blättern aus. Noch ein drittes, ja viertes Mal kann sich dieser seltsame Vorgang in abgeschwächtem Masse und nach längeren Pausen wiederholen. Da aber die sukzessiven Senkungswinkel stets kleiner sind als die Hebungswinkel, so ist der Schlusseffekt die Rückkehr der Blättchen in die Normalstellung.

Nach stärkerer Reizung als sie durch Zerschneiden eines Fiederblättchens zustande kommt, so z. B. nach Durchschneidung des Mittelnervs, erfolgen ähnliche Reaktionserscheinungen; nur sind alsdann die sukzessiven Senkungswinkel grösser als die Hebungswinkel, so dass die Blättchen durch die aufeinander folgenden Senkungsbewegungen schliesslich in die vertikale Reizstellung gelangen, in der sie sich mit ihren Unterseiten berühren. Die Reizbewegung tritt an den Blättern übrigens auch dann ein, wenn die Infloreszenzachse abgeschnitten wird. Ob ähnliches auch für die Verwundung der Wurzeln gilt, wurde bisher nicht untersucht.

Während also bei Mimosa die Fiederblättchen nach der Reizung sofort die ganze Amplitude der Bewegung ausführen, zerfällt bei Biophytum die gesamte Reizbewegung in eine Anzahl von Teilbewegungen kleiner Amplitude, die mit Zwischenpausen aufeinander folgen, indem immer neue Bewegungswellen von der Reizstelle ausgehen. Es ist aus diesen Beobachtungen natürlich sehr schwer zu entnehmen, ob diese Wellen durch eine Anzahl von der Reizstelle nacheinander ablaufender Leitungsprozesse zustande kommen oder aber ob sie durch einen einzigen Leitungsvorgang ausgelöst werden. Es könnte ja sehr wohl sein, dass die Rhythmik lediglich in der Reaktion gegeben sei, also dass die Gelenke, nachdem sie durch einen zugeleiteten Reiz erregt sind, die eigentümliche Befähigung haben, die Bewegung nicht wie bei Mimosa auf einmal, sondern eben als mehrere durch Pausen bestimmter Länge getrennte Teilbewegungen auszuführen. — Ganz ähnlich wie B. sensitivum verhält sich nach meinen Beobachtungen auch B. proliferum. Auch für einige Oxalisarten könnte ähnliches gelten (siehe z. B. Molisch 1904, S. 372ff.). Doch fehlen hier entsprechende Untersuchungen.

c) Ranken.

Bei den reizbaren Mimosaceen und Oxalidaceen kann man also vor allem durch eine stärkere Verwundung irgend eines ihrer Organe eine Reizausbreitung über grössere Teile der Pflanze beobachten, die sich in einer sehr auffallend schnell auf die Reizung folgenden Reaktion äussert. Eine derartige Erscheinung ist nun aber, wie ich zeigen konnte (Fitting 1904, S. 426 ff.), nicht auf diese Pflanzen beschränkt. Sie lässt sich auch bei einer Reihe anderer Pflanzen aus ganz verschiedenen Familien beobachten und zwar bei solchen, die keine ausgesprochene Empfindlichkeit für Erschütterungs- und Stossreize besitzen. Ein Unterschied gegenüber den bisher besprochenen Fällen besteht nur insofern, als die Reizbeantwortung eine völlig andere ist.

Eine solche Reizleitung findet sich nämlich auch bei vielen Ranken. Die Ranken sind eigentümliche, mit besonderer Funktion begabte Organe verschiedener morphologischer Dignität, die bei sehr vielen Kletterpflanzen vorkommen. Es sind oft bis zu 30 cm lange, verzweigte oder unverzweigte, fadenförmige Gebilde, die von den Kletterpflanzen als Greif- und Befestigungsorgane ausgebildet werden, um die schwanken Stengel an Stützen, wie z. B. an anderen Pflanzen usw., zu befestigen. Diese Ranken haben für Berührung, für „Kontakt" wie man auch sagt, eine ausgesprochene Empfindlichkeit, die in vieler Hinsicht der Tastempfindlichkeit unserer Haut entspricht (Pfeffer 1885); sie haben aber keine Empfindlichkeit für Stossreize. Kommen sie mit irgend einem Gegenstande in Berührung, etwa mit einem dünnen Stabe, so krümmen sie sich unter dem Einflusse der Berührung schon nach kurzer Zeit, den Stab fest umwickelnd. Ganz ähnliche Krümmungsreaktionen können an den Ranken aber auch durch andere Reizanlässe ausgelöst werden, so z. B. durch Erwärmung oder Abkühlung, durch gewisse chemische Körper und, wie ich gezeigt habe, auch durch hinreichende Verwundung.

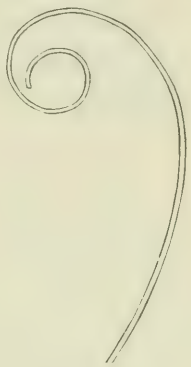

Fig. 2.

Ranke von Passiflora coerulea, die zwei Minuten zuvor an der Basis abgeschnitten worden war.

Nach Fitting, 1904.

Wenn man nämlich z. B. eine wohl ausgebildete, 15—20 cm lange Ranke einer Passionsblume (Passiflora coerulea) an ihrer Basis vorsichtig abschneidet oder auch durch einen tiefen Schnitt verwundet oder abtötet, so beginnt die Rankenspitze schon nach 1—2 Minuten sich mit ziemlicher Schnelligkeit einzukrümmen und einzurollen (Fitting 1904, S. 427 ff.). Es ist mit Sicherheit der Eingriff an der Basis, der diese Reaktion zur Folge hat (Fig. 2). Eine ganz ähnliche Reaktion tritt nach entsprechenden Eingriffen auch bei einer Kletterpflanze aus der Familie der Cucurbitaceen, Actinostemma (1904,

S. 457 ff.), sowie einer solchen aus der Familie der Papilionaceen, Lathyrus latifolius L. (1904, S. 460) ein. Während aber bei Passiflora und Actinostemma die Reaktion nach meinen Beobachtungen nur dann erfolgt, wenn man die Ranke selbst, sei es nun an der Basis oder an der Spitze oder an einer anderen Stelle, verwundet, und stets auf die eine Ranke beschränkt bleibt, tritt sie bei Lathyrus auch ein, wenn man den Ranken tragenden Spross durchschneidet: Sie ergreift in diesem Falle nicht nur die der Wundstelle nächste Ranke, sondern, ähnlich wie bei den Blättern von Mimosa, auch andere Ranken, die dem verletzten Sprosse entspringen. Eine solche schnelle Reizausbreitung infolge schwererer Verwundung kommt aber nicht nur bei den drei erwähnten Pflanzen vor. Ich fand sie auch, allerdings eine Transmission über kleinere Strecken, bei einer ganzen Anzahl anderer Gattungen aus der Familie der Cucurbitaceen (z. B. Cucurbita, Thladianthe, Pilogyne, Sicyos, Momordica 1904, S. 448 ff.), ferner bei Vitis und Cobaea (1904, S. 462 ff.).

Es ist nicht anzunehmen, dass die Reizausbreitung und die Reaktion, die infolge von Verwundungen erfolgen, irgendwie für die Rankenpflanzen zweckmässig sein könnten (vgl. Fitting 1904, S. 498), dass sie eine Anpassung bedeuten. Dasselbe gilt auch für Mimosa und Biophytum. Gerade dadurch aber gewinnen alle diese Beobachtungen ein besonderes Interesse: Lässt sich doch danach vermuten, dass eine ähnlich schnelle Reizleitung nach Verwundungen bei den Pflanzen überhaupt weit, vielleicht allgemein, verbreitet ist. Nur fehlt im allgemeinen ein „Indikator", um sie mit Sicherheit nachzuweisen. Ein Glückszufall ist es, dass wir wenigstens bei einigen besonders empfindlichen Pflanzen einen solchen in einer sichtbaren Reaktion haben[1]).

d) Dionaea, Aldrovanda.

Vielleicht noch grösseres Interesse als die bisher besprochenen bieten einige weitere, auch dem Tierphysiologen gut bekannte Beispiele von Reizleitungen, die durch Stossreiz ausgelöst werden. Es sind das jene Reizleitungsvorgänge, die man an den Blättern einiger insektenfressender Pflanzen, nämlich denen von Dionaea und der Wasserpflanze Aldrovanda, beobachten kann. Diese Pflanzen fangen sich bekanntlich mit ihren Blättern Insekten ein, deren Eiweisssubstanzen sie mit Hilfe von Enzymen in lösliche Form überführen und absorbieren (Literatur und Historisches über

---

[1]) Erwähnt sei in diesem Zusammenhange, dass nach Ch. Darwin 1876 S. 31 ff. eine Reizkrümmung an der Basis der Blatttentakeln von Drosera (siehe weiter unten!) eintritt, wenn man die Tentakelköpfchen abschneidet. Dagegen erfolgt an den Staubfäden von Berberis und an denen der Cynareen keine Reizbewegung, wenn man die Blütenachse oder die Korollenröhre dicht an der Insertionsstelle der Staubfäden oder die Antheren durchschneidet. Entsprechendes gilt für die Narben von Martynia (Pfeffer 1873 a, S. 317).

Dionaea siehe z. B. bei Munk 1876, S. 1 ff., Goebel 1891, S. 53 ff.). Die bei Dionaea auf geflügelten (Fig. 3), bei Aldrovanda auf verbreiterten Stielen sitzenden Blätter sind ungeteilt und haben annähernd kreisförmigen Umriss. In ungereiztem Zustande sind sie flach ausgebreitet. Sowie sich aber ein Insekt auf das Blatt setzt, klappen die bei Dionaea am Rande mit steifen Borsten bewimperten Blatthälften plötzlich durch eine energische Bewegung nach oben zusammen, das Insekt zwischen sich festhaltend. Diese Bewegung wird hauptsächlich in der dicken Zellschichte ausgeführt, welche in der Mittelrippe dem zentralen Gefässbündel aufliegt (Ch. Darwin 1876, S. 286); doch ist auch das Gewebe der Blattflügel an der Reaktion aktiv beteiligt (vgl. z. B. Ch. Darwin 1876, S. 277). Die Reaktion wird durch Stossreiz ausgelöst. Empfindlich für den Stoss ist bei Dionaea die ganze obere und untere Blattfläche: Es genügt eine nicht sehr starke Reibung der Blatt- ober- oder -unterseite mit einem festen Gegenstande, um die Blätter zum Zusammenklappen zu bringen (Meyen 1839, S. 545; Ch. Darwin 1876, S. 266; Munk 1876, S. 102 ff. hält nur die Oberseite für empfindlich; Balfour 1876, S. 365 ff.; Goebel 1891, S. 68 und S. 201 ff.; Macfarlane 1892, S. 14 ff.). Besonders empfindlich aber sind starre Borsten, die in der Mitte der Oberseite jeder Blatthälfte in Dreizahl mit Gelenken befestigt sind (Fig. 3)[1]). Diese sog. „Fühlborsten" wirken gewissermassen als Stimulatoren (Goebel 1891, S. 201; Haberlandt 1901b, S. 108 ff.)[2]). Sowie nämlich eine der Borsten durch leichte Stösse ein wenig in dem basalen Gelenke gebogen wird, klappen die Blatthälften zusammen. (Über die zur Auslösung nötigen Bedingungen vgl. namentlich Macfarlane 1892.) Es muss also sowohl von jeder dieser Borsten, als überhaupt von jedem Punkte der reizbaren Blattfläche eine Reizleitung nach der Mittelrippe und in die übrigen Teile der Blattfläche, so auch von einer Blatthälfte in die andere (Ch. Darwin 1876, S. 284) mit grosser Geschwindigkeit stattfinden, da ohne eine solche die Reaktion nicht erfolgen könnte. Wie ein Stossreiz wirkt übrigens auch die Verwundung der Blattfläche, was nicht wundernehmen kann. Jedoch

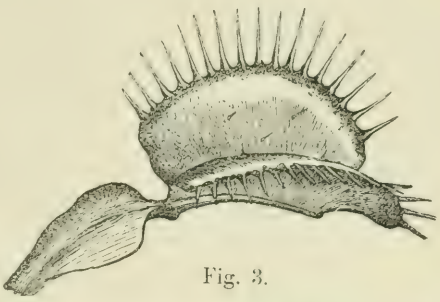

Fig. 3.

Blatt von Dionaea muscipula in ungereiztem Zustande. (Nach Darwin 1876.)

[1]) Vielfach wurden nur diese Borsten für empfindlich gehalten; so von Sydenham Edwards, Curtis, Lindley, Oudemans (1859), Balfour (1876, S. 336), Batalin (1877, S. 148) u. a.

[2]) Sehr interessant ist übrigens die Beobachtung Ch. Darwins (1876, S. 268 ff.), dass die Aufsaugung einer minimalen Menge stickstoffhaltiger Substanz durch die Drüsen der Blattoberseite die Blattfläche viel empfindlicher macht als es sonst der Fall ist. Es genügen alsdann wie sonst nur bei Reizung der Fühlborsten ganz wenige, geringe Stösse, um die Reaktion auszulösen.

hat die Verwundung des Blattstieles keinen Erfolg (Oudemans 1859, S. 330 ff.; Munk 1876, S. 102 ff.; Darwin 1876, S. 267)[1]).

Ganz ähnlich wie Dionaea verhält sich Aldrovanda (siehe z. B. Stein 1874, Cohn 1875, Ch. Darwin 1876, S. 290 ff., Goebel 1891, S. 71 ff., Haberlandt 1901b, S. 103 ff., Fenner 1904, S. 363 ff.). Auch bei ihr sind besonders reizbar Haare, die auf der Blattoberfläche in grösserer Zahl inseriert sind. Doch kann die Reaktion auch allein durch Reizung der Blattoberseite ausgelöst werden (Goebel 1891, S. 71).

Analoge Reizleitungsprozesse wie bei diesen insektenfressenden Pflanzen scheinen übrigens auch sonst noch bei Pflanzen vorzukommen. Wenigstens findet man bei Darwin (1881, S. 105 ff.) die Angabe, dass die Keimblätter einiger Cassiaarten, sowie von Smithia sensitiva sich durch eine Reaktion in den Blattstielen heben, wenn die Kotyledonarflächen gerieben werden. Es scheint sich um eine Reiztransmission von der Blattfläche zum Stiele zu handeln. Näher untersucht ist die Erscheinung nicht.

c) Blütenteile.

Ein Reaktionsvermögen und eine Empfindlichkeit für Stoss- und Erschütterungsreiz sowie eine entsprechende Reizausbreitung von der gereizten Stelle aus findet sich vielfach auch in der Blütenregion, namentlich an Staubgefässen und Narben von Griffeln. Es gibt eine Anzahl derartiger Organe, die bei Berührung bestimmt gerichtete, im Dienste der Bestäubungseinrichtungen stehende Reizbewegungen ausführen (Literatur und Fälle bei Kabsch 1861; Pfeffer 1873, S. 151; Hansgirg 1890, 1893; Haberlandt 1901b).

Bei den Staubgefässen pflegt die Reaktion auf die berührte Stelle beschränkt zu bleiben; doch müssen auch hier vielfach von den berührten Zellen aus Reizleitungen in das Innere des Gewebekörpers stattfinden, soll die Reizbewegung zustande kommen. Dies dürfte z. B. gelten für die Staubgefässe der Cynareen (Centaurea), von Berberis, Mahonia und manchen anderen, namentlich für diejenigen, bei denen besondere „Sinneszellen" zur Perzeption des Reizes ausgebildet sind (Haberlandt 1901b). Doch fehlen hier eingehendere Untersuchungen.

Eine Fortleitung des Reizes von einem Staubgefässe auf andere nicht gereizte Staubgefässe scheint nur bei der Tiliaceengattung Sparmannia, im besonderen bei Sp. africana beobachtet zu sein (Morren 1841; Hansgirg 1893, S. 144; Haberlandt 1901b, S. 48 ff.). Ob bei dieser Pflanze auch am einzelnen Staubgefässe eine völlige Trennung der Perzeptions- und Reaktions-

[1]) Erwähnt sei weiter, dass die Blätter von Dionaea sich auch unter dem Einflusse einer chemischen Reizung schliessen. Im Gegensatze zu der Reaktion nach einer Stossreizung erfolgt diese Schliessbewegung ganz langsam und allmählich, so dass sie oft erst nach 24 Stunden beendigt ist. Diese Reaktion wird auch ausgelöst durch Zuleitung eines Reizes von der Blattfläche zu den Bewegungsgelenken (Ch. Darwin 1876, S. 269 ff.; 1881, S. 204).

zone besteht, wie z. B. Morren annahm, ist nach den Beobachtungen Haberlandts (1901b, S. 49 ff.) recht zweifelhaft. Überhaupt muss darauf hingewiesen werden, dass wir über den ganzen Reizvorgang bei den Staubgefässen und Griffeln noch recht unvollkommen unterrichtet sind.

Bei den auf Stoss- und Berührungsreiz reagierenden Griffeln (Literatur auch bei Oliver 1887a, S. 165 und Hansgirg 1893, S. 146 ff.) scheint dagegen eine Reizausbreitung recht häufig zu sein. Bei einigen Scrophulariaceen, Bignoniaceen und Pedaliaceen besteht die Narbe aus zwei Lappen, die in ungereiztem Zustande weit auseinander klaffen, sich aber sofort schnell fest zusammenlegen, wenn eine von ihnen auf der Innenseite gereizt wird. Bei Martynia lutea, proboscidea und Mimulus cardinalis u. a., nicht dagegen bei Mimulus luteus wird durch die Reizung des einen Narbenlappens auch im anderen Lappen die Reaktion ausgelöst (Heckel 1874, S. 702 ff.; Hansgirg 1893, S. 147; vgl. namentlich für Mimulus auch die zahlreichen Versuche Gärtners 1844, S. 254 ff.), indem eine Reizleitung vom einen zum andern besteht (Oliver 1887a, S. 167 ff.).

Aber auch bei den Blütenblättern, die mit Bewegungsvermögen ausgestattet sind, sind Reiztransmissionen beobachtet worden. Ja bei den Blütenblättern einiger der in jeder Hinsicht so überaus interessanten Orchideenblüten scheint sogar eine völlige Trennung der Perzeptionszone und der Reaktionszone vorzukommen. Bei Masdevallia muscosa z. B. besteht (Oliver 1887 S. 242 ff.) die Unterlippe der Blüte (das „Labellum") aus einem fleischigen Halsteile und einem verbreiterten, mit Kamm versehenen Endblatte. Reizt man durch Stoss oder Berührung diesen Kamm, so wird das Endblatt durch eine Krümmung des Halses nach aufwärts geklappt. Der motorische Teil selbst, der Hals, ist gegen Berührung oder Stoss nicht empfindlich. Ähnlich verhält sich die Orchidee Pterostylis (Oliver 1887, S. 246).

Ob bei der Auslösung der „Pollenschleuder" bei einigen tropischen Orchideen aus der Gruppe der Catasetidae (Catasetum, Mormodes, Cycnoches) ebenfalls eine Reizleitung von anderen Blütenteilen her (nämlich von den Antennen der Säule) von Bedeutung ist, wie Darwin (1877, S. 152 ff.) nach eingehender Untersuchung annimmt, lässt sich vorläufig noch nicht sicher beurteilen. Nach Hart (1896, S. 225 ff.) handelt es sich bei der Pollenentleerung um einen rein mechanischen Vorgang.

Auch lässt sich nach den bisherigen Beobachtungen noch nicht klar übersehen, ob bei den Grasblüten, bei denen durch mechanische Erschütterungen der verschiedensten Art die Öffnung der Spelzen und das Wachstum der Staubgefässe ausgelöst wird, Reizleitungen irgend welche Art an der Einleitung der Reaktion beteiligt sind (siehe dazu Tschermak 1904, S. 445 ff., dort auch die weitere Literatur).

2. Leitung von Kontaktreizen und chemischen Reizen.

a) Drosera.

Wie bei Dionaea und Aldrovanda, so sind auch bei dem Sonnentau, Drosera, Reizleitungsvorgänge für die Einrichtungen zum Insektenfange dienstbar gemacht. Wir werden bei dieser Pflanze eine Anzahl ganz neuer

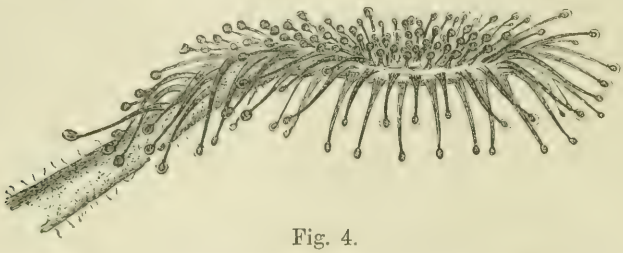

Fig. 4.

Blatt von Drosera rotundifolia in ungereiztem Zustande. Seitenansicht. (Nach Ch. Darwin 1876.)

Tatsachen kennen lernen, die von grosser theoretischer Bedeutung und auch für den Tierphysiologen von Interesse sind. Wir verdanken ihre Kenntnis den Untersuchungen Nitschkes (1860) und namentlich Ch. Darwins (1876). Als Beispiel sei D. rotundifolia gewählt, an die sich viele andere Arten im wesentlichen anschliessen (Ch. Darwin 1876, S. 252 ff.). Wie Dionaea, so fängt sich auch Drosera mit den Blättern Insekten ein, um sie zu verdauen. Bei D. rotundifolia sind die Blätter kreisrunde, gestielte Scheiben, oberseits dicht bedeckt mit haarartigen Gebilden, die von der oberen Blattfläche und vom Blattrande entspringen (Fig. 4). Diese von Darwin Tentakeln genannten, nach allen Seiten vom Blatte oberseits ausstrahlenden Haare, die im Zentrum der Blattfläche sehr kurz sind, nach dem Blattrande zu immer länger und länger werden, tragen je am apikalen Ende ein Drüsenköpfchen, das ein einem Tautröpfchen nicht unähnliches Tröpfchen klebrigen Sekretes sezerniert. Diese Tentakeln dienen zum Einfangen der Insekten. Wenn nämlich ein kleines Insekt mit einem oder mehreren dieser Tentakeln in Berührung kommt, so bleibt es an dem klebrigen Sekrete hängen. Kurze Zeit darauf tritt eine merkwürdige Erscheinung ein: Die Tentakeln krümmen sich an ihrer Basis sämtlich radial nach innen, wodurch die Beute, an welchem Tentakelköpfchen sie auch hängen geblieben ist, in das Zentrum der Blattscheibe und mit fast allen übrigen Drüsenköpfchen in Berührung gebracht wird. Darauf ist es offenbar abgesehen; denn die Tentakeln fangen nun an, das Insekt zu verdauen (Fig. 5).

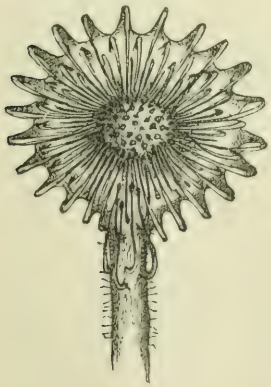

Fig. 5.

Blatt von Drosera rotundifolia, in gereiztem Zustande. Flächenansicht. (Nach Ch. Darwin 1876.)

Verfolgt man die Einwärtskrümmung der Tentakeln genauer, so sieht man, dass ein Unterschied in dem Vorgange besteht, wenn das Insekt sich auf einem der zentralen Tentakeln und wenn es sich auf einem solchen am Blattrande gefangen hat. Ist das Tier nämlich an einem zentralen Tentakel hängen geblieben (Nitschke 1860, S. 231 ff.; Ch. Darwin 1876, S. 8 ff.), so bleibt dieser ungekrümmt. Aber die sämtlichen, weiter nach dem Blattrande hin gelegenen sowie die peripherischen Tentakeln machen eine Krümmung um 180—270° nach der Blattmitte hin, bis sie mit ihren Drüsenköpfchen die Beute berühren. Es geht also von dem Köpfchen des zentralen Tentakels, das durch die Berührung mit dem Insekte gereizt ist, ein Impuls aus, der sich radial über das ganze Blatt ausbreitet und in den übrigen Tentakeln die Krümmungsreaktion auslöst. Dabei kann man beobachten, wie zunächst die der Reizstelle benachbarten, dann die weiter und weiter entfernten Tentakeln die Reaktion ausführen. Übrigens pflegt sich auch die Blattscheibe selbst infolge des zugeleiteten Impulses am Rande etwas konkav zu krümmen (Ch. Darwin 1876, S. 10).

Anders und zwar komplizierter verläuft der Vorgang, wenn das Insekt sich an einem Randtentakel gefangen hat. Alsdann ist es zunächst die Basis dieses Randtentakels, durch deren Krümmung das Drüsenköpfchen in radialer Richtung nach der Blattmitte hin bewegt wird. Diese Krümmung kann nach 10 Sekunden beginnen und manchmal schon nach 17—18 Minuten vollendet sein (Ch. Darwin 1876, S. 10 u. 22). Die Bewegung bleibt zunächst stets auf den einen Randtentakel beschränkt (Ch. Darwin 1876, S. 212 ff.). Sie schreitet solange voran, bis das eingefangene Tier mit einem oder mehreren Drüsenköpfchen der Blattmitte in Berührung gebracht ist. Nun erst geht von ihnen aus ein Impuls über das Blatt, wodurch auch die übrigen Randtentakeln usw. sich nach der Blattmitte krümmen (Ch. Darwin 1876, S. 10). Häufig bleibt allerdings die Krümmung des Tentakels auf die eine Blatthälfte beschränkt (1876, S. 19).

Durch Ch. Darwins Untersuchungen (1876) wissen wir auch, durch welche Reizanlässe die Tentakelköpfchen gereizt werden. Dieselben Erscheinungen, wie sie durch das Insekt veranlasst werden, treten nämlich auch dann ein, wenn man die Drüsenköpfchen durch Berührung mit irgendwelchen festen Körpern oder durch bestimmte gelöste chemische Körper reizt. Die Empfindlichkeit gegen Berührung (Kontakt) ist wie bei den Ranken der Tastempfindlichkeit unserer Haut ganz ähnlich (Pfeffer 1885, S. 511 ff.). Von chemischen Körpern wirken am intensivsten stickstoffhaltige organische und anorganische Verbindungen.

Von ganz besonderem Interesse ist aber weiter die ebenfalls von Ch. Darwin zuerst festgestellte (1876, S. 17 ff., S. 208 ff.) Tatsache, dass ganz allein das Drüsenköpfchen und ein ihm nächstgelegener kleiner Teil der Tentakeln den Reiz perzipieren kann, die an der Basis der Tentakeln gelegene Reaktions-

zone dagegen keine Empfindlichkeit besitzt. Nach entsprechender Reizung der Reaktionszone tritt die Bewegung nicht ein[1]). Darwin hatte durch diese Beobachtung den ersten sicheren Fall einer völligen Trennung der Perzeptions- und der Reaktionszone bei Pflanzen ermittelt. Jetzt steht Drosera in dieser Beziehung, wie wir schon sahen (vergl. S. 13), nicht mehr vereinzelt da.

Da bei Drosera also allein von den Drüsenköpfchen die Reiztransmission ausgeht, so entstand die weitere Frage von grösster Bedeutung: Wirkt der Reiz, der von einem zentralen Tentakel auf die übrigen Tentakeln ausstrahlt, direkt auf deren Reaktionszone oder wirkt er durch den Basalteil der Tentakeln aufsteigend nur auf deren Drüsenköpfchen und schreitet ein „Bewegungsreiz" alsdann erst von den Köpfchen der Tentakeln nach unten fort? mit anderen Worten: haben wir es bei Drosera mit einer Umsetzung des Reizes in den Drüsenköpfchen zu tun, mit einem „Reflexbogen", bestehend aus sensiblem und motorischem Aste und Zentralorgan? Wiederum war es Darwin, der sich diese Frage vorgelegt und sie in ersterem Sinne beantwortet hat. Dass es sich nicht um einen Reflexvorgang handelt, geht nämlich aus einem sehr einfachen Versuche hervor: Schneidet man von einigen Tentakeln die Drüsenköpfchen ab, so krümmen sie sich wie bisher, wenn von anderen Tentakeln ein Reiz zugeleitet wird (Ch. Darwin 1876, S. 208, S. 219 ff.). —

Die Krümmung der Tentakeln ist nun nicht die einzige Reaktion, die durch die Reizung der Drüsenköpfchen ausgelöst wird. Es gibt auch noch andere Reaktionen, die nicht weniger unser Interesse verdienen. Beobachtet man nämlich einen Tentakel nach Reizung des Köpfchens aufmerksam mit blossem Auge oder mit einer Lupe, so sieht man, wie nach einiger Zeit der zunächst ziemlich gleichmässig rot gefärbte Tentakel ein gefleckes Aussehen bekommt: Diese Verfärbung wird durch eigentümliche Veränderungen in den Zellen hervorgerufen, die als Folge der Reizung zunächst im Drüsenköpfchen auftreten und sich alsdann auf den Tentakelstiel und von ihm aus auch auf andere Tentakeln ausbreiten. Diese Veränderungen, die sowohl durch chemische wie auch durch mechanische Reize ausgelöst werden, sind wiederum von Darwin entdeckt (1876, S. 34 ff.) und von ihm als Aggregation bezeichnet worden. Sie bestehen im wesentlichen darin, dass das Plasma an Volumen (durch Wasseraufnahme?) zunimmt, die Zellsaftvakuolen aber sich verkleinern. Gleichzeitig beginnt eine lebhafte Plasmaströmung. Die zusammengeballten Vakuolen vermehren sich und verändern fortgesetzt ihre Gestalt (siehe über Aggregation auch Fr. Darwin 1876; Schimper 1882, S. 233 ff.; Gardiner 1886, S. 229 ff.; De Vries 1886, S. 1 ff.; Goebel 1891, S. 198 ff.). Ausser

[1]) Nitschke hielt das ganze Blatt für empfindlich: die beiden Seiten der Spreite, sowie die Tentakelstiele. Die Angaben Darwins wurden durch Batalin (1877, S. 65 ff.) bestätigt.

dem kann, allerdings nur nach starker chemischer Reizung, namentlich nach solcher mit kohlensaurem Ammonium (Ch. Darwin 1876, S. 38, 42), in dem Zellsafte eine Ausfällung (Granulation) eintreten[1]).

Da die Aggregation nicht auf den direkt gereizten Tentakel beschränkt bleibt, sondern sich, wie gesagt, auch auf die anderen Tentakeln erstreckt, so könnte es zunächst so scheinen, als ob man in der Ausbreitung der Aggregation von Zelle zu Zelle und von einem Tentakel zum anderen die Ausbreitung desjenigen Impulses zu sehen hätte, durch den auch die Krümmung der Tentakeln veranlasst wird. Die Beobachtungen Darwins machen es aber sehr wahrscheinlich, dass wir es mit zwei verschiedenen Leitungsprozessen zu tun haben, die unabhängig nebeneinander herlaufen. Die Aggregation kann nämlich unabhängig von der Krümmung vorkommen und sich ausbreiten (Ch. Darwin 1876, S. 34; Gardiner 1886, S. 233); sie kann sich ferner langsamer oder auch schneller über die Tentakeln eines Blattes verbreiten als der Impuls, der die Krümmung auslöst. Weiter beginnt sie, wie wir gleich noch näher sehen werden, stets, auch in den sekundär durch Reiztransmission gereizten Tentakeln, in den Drüsenköpfchen und ist oft noch nicht bis zu den Basalteilen der Tentakeln fortgeschritten, wenn dieselben schon ausgesprochen gekrümmt sind. Dem entspricht es, dass die Zusammenballung in einem sekundär gereizten Tentakel, dem das Drüsenköpfchen genommen ist, wenigstens dann, wenn die primäre Reizung nicht allzu intensiv war[2]), ausbleibt, obwohl die Krümmungsreaktion erfolgt.

Die Aggregation scheint vielmehr mit einer gesteigerten Sekretionstätigkeit der Tentakelköpfchen zusammenzuhängen. Dann müsste freilich eine solche Sekretion von dem primär gereizten Tentakel aus durch Reizleitung in den übrigen Tentakelköpfchen ausgelöst werden. Dies ist nach Darwins Beobachtungen in der Tat der Fall: Kurze Zeit, nachdem die durch Reizzuleitung gereizten Tentakeln begonnen haben, sich einzukrümmen, fangen ihre Köpfchen, ehe sie noch mit dem reizenden Gegenstande in Berührung gekommen sind, an, in verstärktem Masse Sekret auszuscheiden (Ch. Darwin 1876, S. 12, S. 76 ff.), das sich durch ausgesprochen saure Reaktion von dem ursprünglichen Sekrete unterscheidet. Ob diese Sekretionstätigkeit der Drüsenköpfchen, die nach jeder Art von Reizung, mechanischer sowohl wie chemischer,

---

[1]) Nur nebenbei sei erwähnt, dass in den Drüsenzellen des Tentakelköpfchens infolge chemischer Reizung, die zur Aufnahme von Substanzen führt, noch weitere interessante Veränderungen eintreten: Der Kern verkleinert sich, dagegen nimmt das Chromatin zu und differenziert sich in Fäden, die sich ähnlich gruppieren wie vor den Zellteilungen. Ausserdem soll in denselben Zellen der Köpfchen das Plasma infolge der Reizung an Menge abnehmen, die Vakuolen aber zunehmen (Huie 1897, 1898, 1899; Rosenberg 1899).

[2]) Wird dagegen ein Drüsenköpfchen sehr intensiv gereizt, so kann die Aggregation auch in einem benachbarten dekapitierten Tentakel erfolgen. Dies ist, worauf schon Pfeffer (1904, S. 468) hingewiesen hat, wohl begreiflich, da die Ausbreitungsgrenze der Aggregation stets von der Intensität der Reizung abhängt.

eintritt, durch dieselben Reizleitungsvorgänge wie die motorische Reaktion ausgelöst wird, wissen wir zunächst natürlich nicht. Immerhin dürfte es recht wahrscheinlich sein. Jedenfalls kann die erhöhte Tätigkeit der Drüsen nicht schlechthin eine Folge der Krümmung in den Tentakelstielen sein; denn sie erfolgt auch an zentralen Tentakeln, die sich nicht krümmen (Ch. Darwin 1876, S. 219).

Ist die ausgesprochene Vermutung richtig, so würden die beiden Reizleitungsvorgänge, die wir alsdann im Blatte von Drosera zu unterscheiden hätten: nämlich der die Krümmung und die Sekretion auslösende einerseits, der die Aggregation bewirkende andererseits, in höchst merkwürdiger Weise, gewissermassen reflektorisch, verkettet sein (Ch. Darwin 1876, S. 48, S. 220). Der eine Teil des „Reflexbogens" würde bestehen in der Leitung vom perzipierenden Drüsenköpfchen eines Tentakels der Blattmitte zu den anderen Tentakelköpfchen; hier würde durch den Beginn der Sekretionstätigkeit in den Drüsenzellen der zweite Teil des Reflexbogens ausgelöst werden, der nach abwärts fortschreitend die Aggregation bewirkt.

Für diese Auffassung[1]), dass die Zusammenballung mit der Sekretionstätigkeit der Drüsen direkt in Beziehung steht, spricht auch die Tatsache, dass die Aggregation nicht nur bei Drosera, sondern auch bei vielen anderen insektenfressenden Pflanzen vorkommt, die andere oder gar keine Bewegungen mit den Blättern ausführen, so z. B. bei Dionaea (Ch. Darwin 1876, 271 ff.); Aldrovanda (Ch. Darwin 1876, S. 295; Fenner 1904, S. 376); Drosophyllum (Ch. Darwin 1876, S. 306; Fenner 1904, S. 421); Sarracenia (Schimper 1882, S. 231 ff.; Fenner 1904, S. 354) u. a.

b) Andere insektenfressende Pflanzen.

Übrigens muss hier erwähnt werden, dass Drosera nicht der einzige Fall unter den insektenfressenden Pflanzen zu sein scheint, wo sich durch den Beginn einer gesteigerten Sekretionstätigkeit in Drüsen, die von der Perzeptionsstelle des Reizes entfernt sind, eine Reizleitung bemerkbar macht. So wird z. B. durch die Reizung, welche ein Insektenkörper bewirkt, auf den Blättern von Pinguicula vulgaris nicht nur in den direkt mit dem Tiere in Kontakt befindlichen Drüsen die Sekretion angeregt, sondern, in konzentrischen Kreisen fortschreitend, auch in denen der umliegenden Blattpartien (Fenner 1904, S. 350). Ferner soll nach Fenner (1904, S. 419 ff.) die Sekretions- und Absorptionstätigkeit der sitzenden Drüsen auf den Blättern von Drosophyllum

[1]) Freilich muss darauf hingewiesen werden, dass manche Beobachtungen Darwins mit dieser Auffassung in Widerspruch zu stehen scheinen. Darwin hebt nämlich verschiedentlich hervor, dass die Zusammenballung nicht von der vermehrten Sekretionstätigkeit der Drüsen abzuhängen scheine (vergl. Ch. Darwin 1876, S. 49, 53, 241). Doch dürften wohl diese Widersprüche ihre Erklärung darin finden, dass Darwin nicht scharf zwischen Granulation und Aggregation unterschieden hat. Neue Untersuchungen wären hier sehr erwünscht.

lusitanicum z. T. durch eine Reizleitung von den Blatttentakeln aus veranlasst werden. Doch sind diese Versuche nicht ganz einwandfrei.

Bei Pinguicula, welche nach mechanischer und chemischer Reizung ihre Blatträndер nach oben einrollt, kann auch diese motorische Reaktion nach Ch. Darwin (1876, S. 339 ff.) durch einen von der Blattmittelrippe in querer Richtung nach den Blatträndern zugeleiteten Impuls ausgelöst werden. Doch ist die Reaktionszone auch selbst zur Perzeption befähigt. Über die Blattbewegungen bei Dionaea, die durch einen zugeleiteten chemischen Reiz veranlasst werden, vergl. Anm. 1 auf Seite 12.

3. Leitung tropistischer Reize.

α) Tropismen an oberirdischen Organen.

a) Haptotropismus und Chemotropismus bei Drosera.

Wir müssen an den Blättern von Drosera noch einer sehr merkwürdigen Tatsache gedenken, die festgestellt zu haben ein Verdienst Nitschkes ist (1860, S. 231, S. 239 ff.; siehe auch Ch. Darwin 1876, S. 221 ff.). Sie wird uns zu den weiterhin zu behandelnden Fällen von Reiztransmissionen hinüberleiten Nitschke und Darwin haben nämlich beobachtet, dass nicht nur von den genau zentralen Tentakeln des Droserablattes, sondern überhaupt von allen Tentakeln, die auf der Blattscheibe befestigt sind (dagegen nicht, wie wir sahen, von denen des Blattrandes), die übrigen Tentakeln des Blattes durch Reizleitung veranlasst werden können, sich zu krümmen. Diese Einkrümmung erfolgt aber nicht genau in der Richtung des Blattscheibenradius, wie es bei der Reizung eines zentralen Tentakels der Fall war, sondern die Richtung wird beeinflusst durch den Ort, von dem aus der Reiz sich ausbreitet (vgl. Fig. 6). Mit anderen Worten: bei Reizung des Köpfchens eines exzentrischen Tentakels krümmen sich die übrigen Blatttentakeln nicht nach dem Zentrum der Blattscheibe, sondern nach demjenigen Tentakel hin, der von dem Aussenreiz primär betroffen wurde. Reizt man also zwei Tentakeln, die in einiger Entfernung vom Blattzentrum auf der Blattscheibe einander gegenüber liegen, so krümmen sich die Tentakeln der einen Blatthälfte nach dem einen gereizten Tentakel, die der anderen Hälfte nach dem anderen, indem sich mit Darwins Worten auf einem solchen Blatte gewissermassen zwei Räder bilden, deren Speichen von den Tentakelstielen, deren

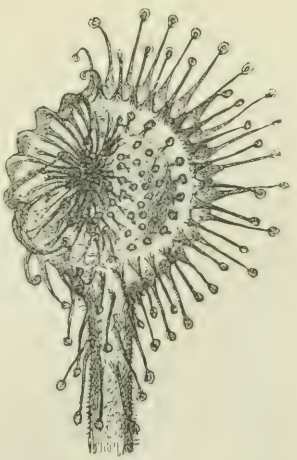

Fig. 6.
Blatt von Drosera rotundifolia. Nach Reizung eines Tentakels, der nicht genau zentral gelegen ist. (Nach Ch. Darwin 1876.)

Achsen von den zu einer Masse bei einander liegenden Drüsenköpfchen der gekrümmten Tentakeln gebildet werden.

Wir sehen aus diesen Tatsachen, dass der Reizleitungsprozess in unserem Falle nicht schlechthin eine in den Eigenschaften des Reaktionsorganes, der Tentakelbasis, fest begründete Reaktion auszulösen vermag, sondern dass die Reiztransmission, je nach der Richtung, in der sie sich im Blatte ausbreitet, auch die Richtung der Krümmung bedingt, so dass sich also manche Tentakeln gerade in entgegengesetzter Richtung krümmen können wie nach Reizung eines zentralen Tentakels. Der Reizanlass oder die Richtung der Reizausbreitung bestimmt also nicht nur die Quantität, sondern in gewissem Sinne auch die Qualität der Reizreaktion. Gerade solche qualitätsbestimmenden Reizleitungsvorgänge, wie sie bei den tropistischen Reizvorgängen vorkommen, sind es, die das Interesse des Reizphysiologen ganz besonders in Anspruch nehmen müssen.

Nach den mitgeteilten Beobachtungen an den Droserablättern war es selbstverständlich, dass sich Darwin schliesslich die Frage vorlegte, ob auch schon an dem primär gereizten Tentakel die Krümmungsrichtung durch den Ort der Reizung beeinflusst werden kann. Merkwürdigerweise fielen solche Versuche stets ganz negativ aus: Die Reaktion erfolgte bei den primär gereizten Tentakeln stets genau in Richtung des Blattradius, mochte nun die Reizung des Tentakelköpfchens auf der Oberseite, auf der Unterseite oder auf einer der beiden Flanken erfolgt sein.

b) Haptotropismus der Ranken.

Durch den Reizanlass verwandt mit der tropistischen Beeinflussung der Tentakelkrümmung bei Drosera sind die Reiztransmissionen, die sich bei den Ranken leicht feststellen lassen. Die Ranken (vergl. auch S. 9) besitzen nämlich eine ausserordentlich grosse Empfindlichkeit für Berührung oder Kontakt, eine Empfindlichkeit, welche ganz der Tastempfindlichkeit unserer Haut zu entsprechen scheint (Pfeffer 1885). Wird eine Ranke durch Berührung gereizt, so macht sie an der gereizten Stelle eine Krümmung, so dass die Reizstelle konkav wird. Diese Reaktionsbefähigung setzt die Ranke in den Stand, andere Pflanzenteile, Holzstäbe u. dgl. als Stützen zu umwickeln. Die Krümmung bleibt indessen niemals ganz genau auf die berührte Zone beschränkt, sondern breitet sich nach oben und unten über die lokale Reizstelle um einige Millimeter bis zu einem Zentimeter aus (De Vries 1873, S. 305 ff.; Pfeffer 1885, S. 509 ff.). Dies dürfte nur durch eine Transmission des Reizes möglich sein. Aber nicht nur nach oben und unten breitet sich der Reiz aus; von der Reizstelle aus muss ein Impuls die Ranke auch in der Querrichtung durchsetzen, soll überhaupt die haptotropische Reaktion zustande kommen. Wie meine eingehenden Untersuchungen der Krümmungsmechanik ergeben haben (Fitting 1902, S. 373 ff.; 1903,

S. 569 ff.), kommt die Krümmung nämlich dadurch zustande, dass die der Reizstelle abgewendete, konvex werdende Seite der Ranke anfängt, sehr schnell zu wachsen und zwar viel schneller als die berührte, konkav werdende Seite. Da die Krümmung schon wenige Sekunden nach der Reizung beginnen kann, so muss die Reiztransmission, welche dieses beschleunigte Wachstum auslöst, sehr schnell durch den Rankenkörper hindurch stattfinden.

Ferner gelang es mir, bei den Ranken noch einen weiteren Fall von Reizleitung festzustellen, der deshalb besonders interessant ist, weil er sich nicht direkt in einer Reaktion äussert. Es gibt nämlich zwei Sorten von Ranken, einmal solche, die befähigt sind, nach entsprechender Berührung sich nach allen Radien ihres Querschnittes zu krümmen, sodann solche, die vorzüglich nur nach einer Seite reaktionsbefähigt sind. Deshalb sprach man früher von allseits empfindlichen und von einseits empfindlichen Ranken, indem man glaubte, aus einer einseitigen Reaktionsbefähigung auf eine einseitig lokalisierte Perzeptionsbefähigung schliessen zu können. Ich konnte nun aber beweisen (Fitting 1902, S. 373 ff.; 1903, S. 557 ff.), dass auch an den einseits reaktionsbefähigten Ranken gleichwohl alle Seiten den Berührungsreiz perzipieren, ja dass sogar alle Seiten annähernd gleich kontaktempfindlich sind. Wenn man nämlich die reaktionsbefähigte Seite, d. h. also diejenige, die bei der Krümmung konkav wird, reizt und gleichzeitig ebenso stark die entgegengesetzte Seite, die sogenannte „Oberseite", so tritt keine Krümmung ein; mit anderen Worten: die Reizung dieser Oberseite löst zwar keine Krümmung aus, veranlasst aber, dass die bei alleiniger Reizung der reaktionsbefähigten Unterseite eintretende Krümmung gänzlich ausbleibt (vergl. Fig. 7). So können wir also das Perzeptionsvermögen der Zellen an der Oberseite nur erschliessen aus der Hemmung einer anderen Reaktion. Es ist aber weiter klar, dass aus diesem Erfolge nicht nur das Empfindungsvermögen der Oberseite zu entnehmen ist, sondern gleichzeitig auch eine entsprechende Reizleitung von der Oberseite ins Rankeninnere. Ohne sie könnte ja die Krümmungsreaktion nicht völlig aufgehoben werden (Fitting 1903, S. 626 ff.). So kann denn auch die Ausbreitung einer Reizung der Rankenoberseite von einer lokal berührten Stelle nach aufwärts und nach abwärts am Rankenkörper ganz ebenso beobachtet werden wie bei der Reizung der Unterseite (Fitting 1903, S. 564). Dieser Fall von Reizleitung, auf die keine sichtbare Reaktion folgt, ist deshalb von Interesse, weil er zeigt, dass es offenbar am Pflanzenkörper auch Perzeptionsprozesse und

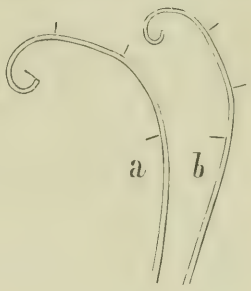

Fig. 7.

Ranken zwischen den Marken oberseits und unterseits durch je einmaliges Reiben gereizt. *a* Passiflora coerulea, *b* Pilogyne suavis. (Nach Fitting, 1903.)

Reiztransmissionen gibt, die sich nicht durch Reaktionen verraten und die wir nur indirekt erschliessen können. Ich werde später darauf noch einmal zurückkommen müssen.

Übrigens können wir nicht nur aus der Krümmung, die bei einer Ranke als Folge einer Kontaktreizung an der berührten Stelle eintritt, oder aus der Hemmung einer solchen Reaktion nach gleichzeitiger Reizung der Oberseite sondern auch aus anderen Reizreaktionen auf Reizleitungsvorgänge besonderer Art bei den Ranken schliessen. Nachdem sich nämlich eine Ranke mit ihrer Spitze um eine Stütze gewickelt hat, rollt sich nach einiger Zeit (einigen Stunden oder Tagen) der oft bis zu 10 oder 20 cm lange basale, zwischen Sprossachse und Stütze gelegene Teil der Ranke, der niemals mit der Stütze in Berührung gekommen ist, von der Stütze aus schraubenförmig zusammen Dadurch wird der Spross näher an die Stütze herangezogen. Ich konnte nun zeigen, dass diese Reaktion, in manchen Ranken wenigstens (z. B. denen von Actinostemma), ebenfalls durch eine von der Stütze ausgehende Reiztransmission ausgelöst wird (Fitting 1904, S. 481 ff.), wobei es zunächst unentschieden bleibt, ob diese Reizleitung mit der des Kontaktreizes identisch ist. Eine Reizleitung macht sich bei den Ranken ferner darin geltend, dass schon kurze Zeit nach Umwickelung der Stütze das Wachstum der basalen, freien, Rankenzone retardiert und schliesslich ganz gehemmt wird (Fitting 1903, S. 608; 1904, S. 474 ff.) und dass unter dem Einflusse der Stützenumwickelung die Gewebe in den federartig eingerollten freien Rankenteilen sehr verfestigt werden. Eine solche Verfestigung der Gewebe, verbunden mit Neubildung von Gewebeschichten, durch gesteigerte Tätigkeit des Cambiums findet auch in den Rankenteilen statt, welche die Stütze erfasst haben (vgl. dazu z. B. Mohl 1827, S. 70 ff.; Pfeffer 1871, S. 95 ff.; Darwin 1876a, S. 35 ff.; v. Derschau 1894; Treub 1883, S. 44 ff.; v. Lengerken 1885, S. 337 ff.; O. Müller 1887, S. 97 ff.; Worgitzky 1887, S. 2 ff.; Schenck 1892, S. 240; Ewart 1898, S. 187 ff.).

c) Haptotropismus bei Pilzen.

Eine Leitung des haptotropischen Reizes wurde ferner auch beobachtet bei den Sporangienträgern einiger Schimmelpilze. Diese Sporangienträger sind lange, zylindrische, einzellige Gebilde, die sich senkrecht von dem Substrat in die Luft erheben und am apikalen Ende ein kugelförmiges Sporangium tragen. Diese Träger sind z. B. bei Phycomyces haptotropisch empfindlich. Die Reaktion erfolgt in seinem obersten, allein wachstumsfähigen Teile, einige Millimeter unterhalb der Ansatzstelle des Sporangiums. Die Krümmung tritt in der wachstumsfähigsten Zone nicht nur dann ein, wenn diese Stelle gereizt wird, sie wird auch ausgelöst durch Berührung anderer Stellen in der Wachstumszone (Errera 1884, S. 363; Wortmann 1887, S. 803 ff.), ja sogar durch einseitige Berührung des Sporangiumköpf-

chens (Trzebiński 1902, S. 123 ff.). Wird das Köpfchen dagegen nicht einseitig, sondern allseitig oder am apikalen Pole berührt, so unterbleibt zwar die Krümmung, gleichwohl aber wird auch jetzt ein Reiz nach der Wachstumszone der Träger geleitet, der sich in einer Wachstumsverlangsamung, bei ganz kurzer Berührung eventuell auch in einer Wachstumsbeschleunigung äussert (Trzebiński 1902).

d) Phototropismus.

Wenn ich mich nun von der Transmission des haptotropischen Reizes zu den anderen exquisiten Fällen der Leitung tropistischer Reize wende, d. h. solcher Reizleitungsvorgänge, die in der motorischen Zone nicht allein eine Krümmung auslösen, sondern auch deren Richtung bestimmen, so wäre zuvörderst wiederum Darwins als desjenigen Forschers zu gedenken, der zum ersten Male die Aufmerksamkeit der Pflanzenphysiologen auf solche Reiztransmissionen gelenkt hat. Seinem Verdienste tut es keinen Eintrag, dass trotz vieler darauf verwendeter Mühe nicht alle von ihm angeführten Fälle Bestätigung gefunden haben. Dies gilt namentlich für die Wurzelspitze.

Auf oberirdische Pflanzenteile erstrecken sich nur seine Beobachtungen über die Transmission des phototropischen Reizes. Eine solche Leitung stellte Darwin (1881, S. 400 ff.) bei einer Anzahl von Keimlingen aus den Klassen der Monokotylen und Dikotylen fest. Ja er schloss aus seinen Versuchen sogar, dass für den Lichtreiz Perzeptions- und Reaktionszone völlig getrennt seien. Er untersuchte namentlich die „Keimblätter" einiger Gräser, von Phalaris canariensis und Avena sativa. Dieses Keimblatt, eine zylindrische, geschlossene, innen hohle Scheide, die das erste Laubblatt in längs zusammengefaltetem Zustande umschliesst, ist das Organ, das bei der Keimung der in der Erde eingeschlossenen Samen sich in die Luft erhebt. Wenn man es einseitig beleuchtet, so krümmt es sich schnell und sehr intensiv nach dem Lichte hin. Der „Zweck" dieser Reizbewegung leuchtet ohne weiteres ein: Es soll dadurch das erste Laubblatt, welches die Keimblattscheide stets am oberen Ende durchbricht, in möglichst günstiges Licht gebracht werden.

Darwin (1881, S. 405 ff.) beobachtete nun an Keimlingen von Phalaris, die in feinem, feuchtem Sande kultiviert wurden, dass sich auch die unterirdischen, nicht vom Licht berührten Basalteile der Keimblätter deutlich lichtwärts krümmten. Als er (1881, S. 405 ff.) aber die Spitze des Kotyledo z. B. durch eine aus Stanniol angefertigte Kappe oder durch eine geschwärzte Glaskappe verdunkelte, blieb das ganze Keimblatt selbst bei langer einseitiger Beleuchtung meist gerade. Aus ähnlichen Versuchen mit den Keimlingen des Hafers (Avena), des Rotkohles (Brassica oleracea) und der Rübe (Beta vulgaris) schloss er (1881, S. 414), dass bei sehr verschiedenen, vielleicht sämtlichen Keimlingen allein die Spitze lichtempfindlich sei und dass von ihr

aus ein Impuls in die nicht phototropisch empfindliche Basis des Keimblattes oder des Keimsprosses geleitet werde.

Obwohl diese Angaben Darwins über die Fortleitung des heliotropischen Reizes nicht unwidersprochen blieben und namentlich in Wiesner (1881, S. 60 ff.) einen heftigen Gegner fanden, sind sie doch der Hauptsache nach durch die überaus exakten und umfassenden Versuche Rotherts bestätigt und erweitert worden (1892, besonders 1894). Ihm gelang es, nachzuweisen, dass nicht nur bei Keimlingen der Monokotylen und der verschiedensten Dikotylen, sondern auch in den zylindrischen Sämlingsblättern der Zwiebel (Allium Cepa), in verschiedenen Blattstielen (z. B. von Tropaeolum minus 1894, S. 115 ff.) und in sehr verschiedenen Stengelorganen entwickelter Pflanzen (1894, S. 125 ff.) der phototropische Reiz geleitet wird. Vöchting zeigte weiterhin (1888, S. 521 ff.) durch Versuche, die Rothert (1894, S. 122; vergl. auch Krabbe 1889, S. 254 ff.), wie mir scheint ohne genügenden Grund, nicht für einwandfrei hält, dass auch bei den Blättern von Malva eine solche Reizleitung von der Blattfläche nach dem zwischen ihr und dem Blattstiele gelegenen Bewegungsgelenke und nach dem Blattstiele, deren Krümmung dirigierend, stattfinde. Über ähnliche Versuche, die z. T. nicht beweiskräftig erscheinen, an den Blättern von Tropaeolum[1]), Humulus, Corylus, Aesculus u. a., berichtete neuerdings auch Haberlandt (1904, S. 105 ff.; 1905, S. 9 ff.)[2]). Es scheint demnach, als sei die Leitung des phototropischen Reizes eine bei den höheren Pflanzen recht weit verbreitete Erscheinung.

Dagegen vermochte Rothert die weitere Angabe Darwins, dass bei den Keimlingen ganz allgemein nur die Spitze oder der oberste Teil phototropisch empfindlich ist, die motorische Zone aber eine solche Empfindlichkeit völlig entbehrt, nicht allgemein zu bestätigen (1894, S. 34 ff.). Eine solche völlige Trennung der Perzeptions- und der Reaktionszone konnte er vielmehr nur für die Keimlinge gewisser Gräser aus der Gruppe der Paniceen (Panicum miliaceum, sanguineum, Setaria viridis) nachweisen (Rothert 1894, S. 67 ff.). Bei ihnen ist nur der (übrigens in geringem Grade auch phototropisch krümmungsfähige) Kotyledo heliotropisch empfindlich. Das nur bei dieser Gruppe der Gräser ausgebildete Stengelglied dagegen, auf dem das Keimblatt befestigt ist, das sog. Hypokotyl, krümmt sich nur unter dem Einflusse eines vom Kotyledo (also eines morphologisch andersartigen Organes) aus zugeleiteten Impulses.

Kann also auch sonst keine Rede von einer völligen Trennung der Perzeptionszone und der Reaktionszone für den phototropischen Reiz sein,

[1]) Gegenteilige Angaben für Tropaeolum siehe bei Darwin 1881, S. 414; Rothert 1894, S. 121.

[2]) Die Versuche von v. Guttenberg (1905, S. 265 ff.) mit den Blättern von Adoxa und Cynocrambe sind ebenfalls nicht eindeutig.

so ist doch seltsamerweise vielfach die phototropische Empfindlichkeit ungleichmässig verteilt: In allen sicher bekannten, derartigen Fällen ist es eine kurze, nur wenige Millimeter (beim Kotyledo von Avena z. B. 3 mm, Rothert 1894, S. 49) lange Spitzenregion des Organes, die durch besonders grosse phototropische Empfindlichkeit ausgezeichnet ist, während der ganze übrige, basale Teil in geringerem, oft sehr viel geringerem Grade heliotropisch empfindlich ist. Dies lässt sich durch folgende Versuchsanordnung leicht nachweisen (Rothert 1894, S. 57 ff.): Beleuchtet man den besonders empfindlichen Spitzenteil einseitig, den weniger empfindlichen Basalteil ebenso intensiv oder auch etwas intensiver einseitig allein von der genau entgegengesetzten Seite (vergl. Fig. 8 *I*), so tritt die Krümmung im unteren Teile zwar zunächst im Sinne des direkten Lichteinfalles ein (Fig. 8 *II*), schlägt aber einige Stunden nach Versuchsbeginn in eine genau entgegengerichtete Krümmung um, im Sinne des Lichteinfalles auf die einseitig beleuchtete Spitze (Fig. 8 *III*). Solche Fälle einer ungleichmässigen Verteilung der heliotropischen Empfindlichkeit sind offenbar Übergangsglieder zwischen der gleichen Verteilung der Empfindlichkeit und der völligen Trennung der Perzeptions- und Reaktionszone.

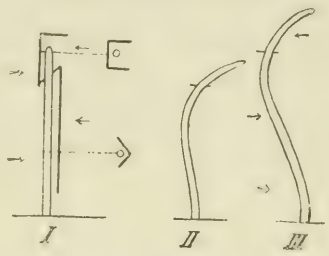

Fig. 8.

Keimling von Avena sativa, bei dem Spitze und Basis des Keimblattes mit gleicher Intensität, aber von entgegengesetzter Seite (im Sinne der Pfeilrichtungen) beleuchtet wurde. Das von der einen Seite einfallende Licht wurde von der Spitze, bezw. Basis durch eine an dem Keimblatte befestigte schwarze Papierschürze abgeblendet, deren Form aus dem Grundriss (rechts) und Aufriss (links) in Abbildung I ersichtlich ist. Im übrigen vergl. man den Text. (Nach Rothert, 1894). Entlehnt aus Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. G. Fischer, Jena 1904.

Erwähnt sei hier, dass nicht nur der tropistisch wirkende Lichtreiz in den Pflanzen geleitet wird. Die photische Reizung scheint auch noch duktorische Vorgänge einzuleiten, die anders geartete Reaktionen auslösen. Doch sind sie bisher nicht näher untersucht worden. So soll z. B. nach Batalin (1871, S. 244; 1877, S. 147 ff.) die photonastische Bewegung, welche die Schlafstellung herbeiführt, in den Gelenken der Blätter von Oxalis Acetosella auch dann erfolgen, wenn man nur die Blattspreite, aber nicht die Gelenke verdunkelt. Nach Schellenberg (1902, S. 20 ff.) hemmt bei den Keimlingen einiger Gräser (Hafer, Weizen, Gerste) schon die Beleuchtung der Kotyledonarspitze sowie die Beleuchtung der Blattspitzen das Wachstum der zu den betreffenden Blättern gehörigen, aber nicht belichteten Internodien (vergl. auch Massart 1902, S. 24). Ob bei den perennierenden Pflanzen, den unterirdischen Sprossteilen, die eine ganz bestimmte Tiefenlage im Boden einnehmen (Rimbach 1899) eine Transmission des Lichtreizes von den oberirdischen Teilen aus zur Erreichung dieser normalen Tiefenlage behilflich ist, ist noch gänzlich unentschieden (vergl. Massart 1903, S. 27 ff.; Raun-

kiaer 1904, S. 345). Auch wäre weiter zu untersuchen, ob bei den kletternden, dorsiventralen Sprossen einiger Ficusarten, bei denen durch einseitige Beleuchtung eine exzentrische Tätigkeit des Kambiums in der Weise eingeleitet wird, dass der stärkste Zuwachs des Holzes und des Bastes sich auf der am wenigsten intensiv beleuchteten Seite befindet (Massart 1902, S. 35 ff.), eine Reizleitung von der beleuchteten Stelle aus in der Querrichtung des Stengels an der Auslösung dieses Erfolges beteiligt ist[1]). Ferner ist noch völlig unbekannt, ob in jenen Fällen, wo die Wurzeln auf der am wenigsten belichteten, die Sprosse auf der am hellsten beleuchteten Seite eines Organes hervorwachsen (Literatur siehe bei Pfeffer 1904, S. 107), eine Unterschiedsempfindlichkeit verbunden mit Reizleitungen massgebend ist[2]).

β) Tropismen der Wurzeln.

a) Phototropismus.

Darwin (1881, S. 412 ff.) hatte auch für die negativ phototropischen Wurzeln von Sinapis alba behauptet, dass der heliotropische Reiz geleitet werde und zwar von der Wurzelspitze nach der Streckungszone. Er glaubte dies daraus schliessen zu können, dass Wurzeln, deren Spitzen mit Höllenstein angeätzt waren, sich nicht phototropisch krümmten. Wir wissen jetzt, dass solche Versuche nicht eindeutig sind. Auch die Versuche, die Kohl (1894, S. 25 ff.) bei einer Nachprüfung der Darwinschen Angaben anstellte, erscheinen nicht einwandfrei[3]).

Damit kommen wir zu der überaus wichtigen und viel umstrittenen Frage, ob an der Wurzel die Wurzelspitze ganz allgemein auch für die anderen Reize, für welche die Wurzel empfindlich ist, das Perzeptionsorgan ist, wie Darwin (1881) auf Grund einiger Versuche glaubte annehmen zu dürfen, die ihn veranlassten, von einer „Gehirnfunktion" der Spitze zu sprechen. Dass in der Tat manche Reize in der Wurzelspitze perzipiert und von ihr in die Streckungszone geleitet werden, davon kann man sich leicht überzeugen. Wiederum war es Darwin, der hier bahnbrechend vorgegangen ist.

Zum Verständnis des Weiteren wird es zunächst nötig sein, einen Blick auf den Bau und auf die Wachstumsweise der Wurzel zu werfen. Die Wurzel ist bekanntlich ein zylindrisches, am apikalen Ende konisch sich verjüngendes

---

1) Nach Massart (1902, S. 38 ff.) ist der kambiale Zuwachs in Dunkelheit ebenso stark wie bei allseits gleicher Beleuchtung. Auslösend wirken soll nur die Lichtdifferenz. Eine Reizleitung von einseits beleuchteten Sprossstücken zu allseits verdunkelten beobachtete Massart (S. 42) nicht.

2) Über die angebliche Leitung des geotropischen Reizes in oberirdischen Organen vergl. S. 30.

3) Czapek (1895a, S. 1246) beobachtete an Seitenwurzeln die sonst nach Belichtung eintretende Umstimmung der geotropischen Eigenschaften nicht, als er Stanniolkäppchen auf die Wurzelspitze setzte. Er glaubt, dass diese Tatsache für die Lokalisation der Lichtperzeption in der Spitze spricht.

Organ. An der Spitze befindet sich das embryonale Gewebe, der Vegetationspunkt, durch dessen Zellteilungen die Zellen des Wurzelkörpers gebildet werden. Dieser Vegetationspunkt ist aussen von einer Kappe von Dauerzellen umgeben, der sog. Wurzelhaube, die ebenfalls durch die Tätigkeit der embryonalen Zellen des Vegetationspunktes gebildet werden. Sie ist ein Schutzorgan des Vegetationspunktes gegen Verletzungen durch die Bodenpartikelchen, zwischen denen sich die wachsende Wurzel hindurchzwängen muss. Das eigentliche Längenwachstum der Wurzel, durch das ihre Spitze im Boden vorwärts geschoben wird, geschieht vornehmlich durch die Streckung der im Vegetationspunkte gebildeten Zellen. Während aber diese Streckungszone bei oberirdischen Organen bekanntlich viele Zentimeter lang sein kann, pflegt sie bei Erdwurzeln nur eine Strecke von 3—10 mm Länge direkt hinter dem Vegetationspunkte zu umfassen. Diese Zone ist es ganz allein, in der tropistische Krümmungen stattfinden können.

b) Traumatotropismus.

Darwin also fand zunächst durch folgende Versuche, dass von der Wurzelspitze ein tropistischer Impuls nach der Streckungszone geleitet werden kann: Als er den Vegetationspunkt einseitig verwundete, erfolgte nach einiger Zeit eine von der Wundstelle hinweg gerichtete Krümmung in der Streckungszone (Darwin 1881, S. 127 ff.; Wiesner 1881, S. 141; 1884a; Detlefsen 1882, S. 642; Spalding 1894). Die Krümmung blieb aber aus, als er den Vegetationspunkt allseitig in gleicher Weise verwundete. Obwohl dieser traumatotropische Reizvorgang nach Darwin verhältnismässig oft untersucht worden ist, so lässt sich doch aus den bisherigen Versuchen nicht klar ersehen, ob, wie Spalding (1894, S. 432) sagt, der Schnitt den Vegetationspunkt einseitig treffen muss, damit die Reaktion ausgelöst werde, oder ob auch schon die Verwundung der Wurzelhaube genügt (dies behaupten Detlefsen 1882, S. 642 und Němec 1900, S. 244) und ob allein die Läsion dieser Wurzelteile die Krümmung in der Wachstumszone zur Folge hat oder ob auch die Streckungszone selbst in entsprechender Weise für Verwundung empfindlich ist[1]). Deshalb ist es auch noch fraglich, ob beim traumatotropen Reizprozesse die Perzeptions- und die Reaktionszone völlig getrennt sind.

c) Haptotropismus.

Darwin glaubte bei den Wurzeln im Anschlusse an Sachs auch eine haptotropische Reaktionsbefähigung beobachtet zu haben und die Wurzelspitze

[1]) Nach Spalding (1894, S. 424) und Pollock (1900, S. 1 ff.) ist nur eine 1,5 mm lange Zone (von der Spitze gemessen) empfindlich. Detlefsen (1882, S. 642) erhielt noch eine Reaktion, als er in 5 mm Entfernung von der Spitze einen Schnitt in die Wurzel machte. Auch Mac Dougal (1897, S. 321) gibt an, empfindlich sei nicht allein der Vegetationspunkt. Dafür sprechen auch gelegentliche Beobachtungen, die ich gemacht habe.

als das Perzeptionsorgan des Reizes ansprechen zu können (1881, S. 111 ff.). Doch wurden seine Angaben von Wiesner (1881, S. 141 ff.), Burgerstein (1882, S. 16 ff.), Detlefsen (1882, S. 631) und Spalding (1894, S. 429) nicht bestätigt. Auch Newcombe (1902 b, 1904) fand neuerdings keinen ausgesprochenen Haptotropismus bei Erdwurzeln. In den Fällen, wo er einen geringen Haptotropismus beobachten konnte, erwies sich als empfindlich sowohl die Wurzelspitze als auch die Streckungszone. (Nicht beweiskräftige Versuche siehe auch bei Němec [1904, S. 52]).

d) Hydrotropismus.

Als richtig hat sich dagegen die auf nicht einwandfreie Versuche gestützte Angabe Darwins (1881, S. 154 ff.) erwiesen, dass die hydrotropische Empfindlichkeit in der Wurzelspitze lokalisiert sei. Molisch (1883a, S. 924 ff.) konnte zeigen, dass die hydrotropische Krümmung, die durch eine ungleichmässige Verteilung des Wasserdampfgehaltes der Umgebung ausgelöst wird, auch dann erfolgt, wenn man die Aktionszone in feuchtes Seidenpapier einwickelt und den Reizanlass nur auf die Wurzelspitze wirken lässt. Dagegen bleibt nach Pfeffer und Czapek (1900, S. 316; siehe auch Rothert 1894 a, S. 212 ff.) die Reaktion aus, wenn man umgekehrt die Spitze in feuchtes Seidenpapier wickelt und allein die Reaktionszone dem Reizanlasse aussetzt; (siehe auch Detlefsen 1882, S. 646 ff.).

e) Galvanotropismus.

Dagegen ist für den Galvanotropismus nur erwiesen, dass der Impuls auch von der Wurzelspitze nach der motorischen Zone geleitet werden kann, nicht dagegen die Lokalisation der Empfindlichkeit in der Wurzelspitze. Die Wurzeln machen nämlich in Wasser, das von einem galvanischen Strome durchflossen wird, negativ galvanotropische Krümmungen. Von Müller-Hettlingen (1883, S. 208) sowohl, als auch von Brunchorst (1884 b, S. 214 ff.) ist nun gezeigt worden, dass die Krümmung auch dann eintritt, wenn nur die Wurzelspitze gereizt wird. Dies war z. B. der Fall, als allein die Wurzelspitzen in das Wasser tauchten, durch das der Strom hindurchfloss. (Gegenteilige Angaben bei Elfving 1882, S. 262.) Ob die Beobachtungen der genannten Autoren ganz eindeutig sind, ist mir allerdings zweifelhaft, um so mehr als es noch keineswegs entschieden ist, ob nicht der positive und negative Galvanotropismus der Wurzeln auf traumatischen Einflüssen beruht (vgl. auch Plowman 1904).

f) Rheotropismus.

Wir kennen weiter bei den Erdwurzeln eine höchst merkwürdige Reaktionsbefähigung gegenüber fliessendem Wasser, den sog. Rheotropismus. Für ihn haben es Juel (1900, S. 518 ff.) und Newcombe (1902, S. 341 ff.) sehr

wahrscheinlich gemacht, dass die Reaktion sowohl durch direkte Reizung der Streckungszone, als auch durch Reizleitung von der Wurzelspitze her veranlasst wird. Ja nach Newcombe (1902) nimmt der Rheotropismus insofern eine Ausnahmestellung unter den Tropismen der Wurzel ein, als die Krümmung auch durch eine Reizleitung von den ausgewachsenen Teilen der Wurzel in die Wachstumszone erfolgen kann. Als rheotropisch empfindlich erwies sich nämlich ein 15—20 mm langer Spitzenteil der Wurzel, wovon 10—15 mm auf ausgewachsene Teile entfallen (siehe auch Newcombe 1902a). Die Empfindlichkeit nimmt von der Wurzelspitze nach oben hin allmählich ab.

g) Thermotropismus, Chemotropismus.

Ob diese beiden Reaktionen von der Wurzelspitze her induziert werden können, wissen wir nicht. Jedenfalls ist die Wurzelspitze nicht allein empfindlich. Denn thermotropisch (positiv und negativ) krümmen sich nach Wortmann (1885, S. 232 ff.) auch Wurzeln, denen die Spitzen (in einer Länge von 1—2 mm) genommen sind. Gleiches gilt nach Lilienfeld (1905, S. 96) und Sammet (1905, S. 620) für den Chemotropismus (und Aërotropismus Sammet 1905, S. 640)[1]). —

Überblicken wir nun alle die mitgeteilten Tatsachen, so sehen wir, dass eine Reizübertragung von der Wurzelspitze auf die Aktionszone mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte: 1. für den Traumatotropismus, 2. den Hydrotropismus, 3. den Rheotropismus (Haptotropismus??) und mit Wahrscheinlichkeit für den Galvanotropismus, wogegen eine völlige Trennung der sensorischen und der motorischen Zone bisher nur wahrscheinlich gemacht ist für den Hydrotropismus. Dagegen erwies sich auch die Krümmungszone empfindlich beim Rheotropismus, Thermotropismus, Chemotropismus, Haptotropismus und vielleicht beim Traumatotropismus.

h) Geotropismus.

Es war notwendig, diese Tatsachen hervorzuheben, bevor wir uns der wichtigsten Frage zuwenden, ob diejenige Reizerscheinung, welche die charakteristischste und auffälligste bei den Wurzeln ist, nämlich die geotropische Krümmung, in der Aktionszone nur durch Zuleitung von der Wurzelspitze (die übrigens selbst etwas krümmungsfähig ist, vgl. z. B. Czapek 1900, S. 361 ff.) ausgelöst werden kann, oder auch durch direkte Reizung der Streckungszone. Die erstere Annahme hatte Darwin (1881, S. 448 ff.; siehe auch Ciesielski 1873, S. 21) gemacht, und zwar einmal auf Grund seiner traumatotropischen Versuche, sodann auf Grund der Beobachtung, dass eine ihrer Wurzelspitze durch Dekapitation beraubte Wurzel die geotropische Reaktionsbefähigung verloren hat, während die Krümmung erfolgt, wenn die

[1]) Siehe dagegen Bennett 1904.

Dekapitation einige Zeit nach zuvoriger Induktion vorgenommen wird. Darwins Behauptung, dass die Perzeption der „Schwerkraftrichtung", kurz gesagt die Geoperzeption, nur in der Wurzelspitze erfolge, rief in der Folgezeit eine wahre Flut von Arbeiten für und wider diese Auffassung hervor (vgl. z. B. Detlefsen (1882), Wiesner (1881, 1884, 1884a), Fr. Darwin (1882), Kirchner (1882, 1883), Krabbe (1883, 1884), Brunchorst (1884a), Burgerstein (1882), Firtsch (1884), Molisch (1883), die, wie Rothert ganz richtig sagt (1894a, S. 179), „nicht eine Klärung der Ansichten, sondern eher eine Verschärfung der ursprünglichen Gegensätze" brachten. Rothert hat diese Arbeiten in einer kritischen Studie beleuchtet (1894a).

Zunächst wird man sich wohl die Frage vorlegen müssen, ob denn für andere Pflanzenorgane eine Fortleitung des geotropischen Reizes festgestellt werden konnte. Sicher erwiesen ist kein einziger Fall. Die Angaben über die geotropische Reizleitung bei Gelenkpflanzen, die Kohl (1900, siehe auch 1894, S. 21 ff.) gemacht hat, sind durch eingehende Versuche von Miehe (1902) widerlegt worden (vgl. auch Barth 1894, S. 18 ff.) und die Versuche von Francis Darwin über die Lokalisation der geotropischen Empfindlichkeit in den Keimblattspitzen der Paniceen, eben jener Gräser, für die Rothert die Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit für denselben Ort nachgewiesen hatte, sind nicht eindeutig. F. Darwin (1899, S. 569 ff.; Massart 1902, S. 12 ff., 23) steckte nämlich die Spitzen der abgeschnittenen Keimlinge in ein enges Glasröhrchen und legte dasselbe horizontal. Es trat nun in den nicht in die Röhrchen eingeschlossenen Hypokotylen die geotropische Aufwärtskrümmung ein, die aber nicht, wie es sonst bei horizontal gelegten Keimlingen der Fall war, aufhörte, als die Senkrechte erreicht war, sondern immer weiter und weiter fortschritt, bis das Hypokotyl mehrere schraubenförmige Windungen gemacht hatte. Dieses Versuchsergebnis glaubt F. Darwin nur so erklären zu können, dass von der dauernd in horizontaler Lage festgehaltenen Keimlingsspitze fortwährend ein geotropischer Impuls nach dem Hypokotyle geleitet wird, der es zwingt, die Reaktion ständig zu verstärken. Ein solcher Erfolg könnte aber, wie nähere Überlegung zeigt, auch dann eintreten, wenn die Aktionszone selbst empfindlich ist, ohne jede Zuleitung eines Impulses von der Spitze (vergl. auch Miehe 1902, S. 584). Ferner hat Rothert (1894, S. 187 ff.) auf eine Tatsache aufmerksam gemacht, die es möglich erscheinen lässt, dass die Spitze mancher Graskeimblätter (z. B. von Avena) besonders geotropisch empfindlich ist: Obwohl die Spitze weniger krümmungsfähig ist als andere Teile des Keimblattes, so krümmt sie sich doch früher als diese, wenn man den Keimling aus der normalen Wuchsrichtung ablenkt. Eine Fortleitung des Reizes von der Spitze ist damit natürlich nicht erwiesen[1]).

[1]) Eine geotropische Transmission wird auch nicht durch einige Versuche von Czapek (1898, S. 254 ff., S. 274) und Massart (1902, S. 13 ff.) sicher gestellt.

Somit ist es bisher nicht gelungen, einen geotropischen Reizleitungsvorgang an Sprossen sicher festzustellen. Auch für die Wurzeln musste von vornherein ein zwingender Beweis für das Vorhandensein einer Reizleitung von der Spitze als recht schwierig erscheinen, einmal deshalb, weil bei ihnen die Aktionszone so ausserordentlich kurz ist und direkt in die Wurzelspitze übergeht, sodann aber auch deswegen, weil es, wie jeder weiss, der mit Wurzeln reizphysiologische Versuche angestellt hat, keine Objekte gibt, die so launisch sind und so viele unkontrollierbare Krümmungen ausführen.

Erst als im Jahre 1895 Czapek seine Versuche veröffentlichte (1895, S. 255 ff.; siehe auch Pfeffer 1894; 1894 a), schien die Frage nach der Geoperzeption in der Wurzelspitze zu Darwins Gunsten entschieden zu sein. Czapek liess nämlich Wurzeln von Lupinus albus, Vicia Faba, Phaseolus multiflorus, Pisum sativum und Zea Mays, die der einseitigen Schwerewirkung entzogen waren, in kleine, gebogene Glaskäppchen in einer Länge von 1,5—2 mm hineinwachsen (über die Herstellung der Käppchen vergl. auch Czapek 1900, S. 339 ff.), so dass die Wurzelspitze scharf rechtwinklig aus der normalen Wuchsrichtung der Wachstumszone abgelenkt wurde (Fig. 9 *a*). Als er nun diese Wurzeln so aufstellte, dass die Wurzelspitze in der normalen Lage nach abwärts gerichtet, die Reaktionszone also unter einem rechten Winkel aus ihr abgelenkt war, erfolgte in der Aktionszone keine Krümmung. Wurde jedoch die Wurzelspitze rechtwinklig zur normalen Wuchsrichtung gestellt unter Belassung der Wachstumszone in der Normallage (Fig. 9 *a*), so erfolgte in der Streckungszone eine entsprechende Krümmung, die so lange fortschritt, bis die Wurzelspitze sich wieder in die normale Lage eingestellt hatte (Fig. 9 *b*). Czapek hat später (1900, S. 355 ff.) gezeigt, dass sich ganz ähnliche Erfolge mit Wurzeln erzielen lassen, an denen nach aufgezwungener Ablenkung der Wurzelspitzen die Glaskäppchen entfernt worden waren. Er schloss aus seinen Versuchen, dass die reizperzipierende Zone der Wurzelspitze von Vicia Faba und Lupinus albus 1,5 mm (mit Ausschluss der Wurzelhaube; dieselbe eingeschlossen 2 mm) lang sei.

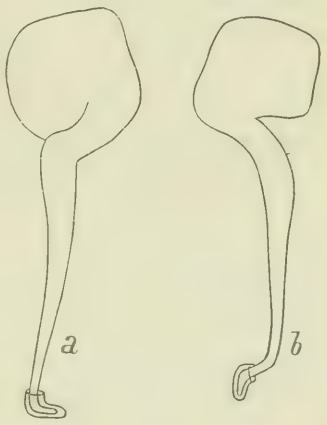

Fig. 9.

Keimwurzeln von Lupinus albus. (Nach Czapek, 1900.)

Diese Versuchsergebnisse Czapeks konnten nun aber von anderer Seite keineswegs bestätigt werden. Durchaus negative Erfolge erzielte zunächst Wachtel (1899; siehe auch Czapek 1900, S. 319 ff.). Er beobachtete an den Wurzeln nur Krümmungen im Sinne der durch die Käppchen aufgezwungenen Biegung, für die er die Käppchen verantwortlich machte. Czapek suchte in einer Entgegnung (1900, S. 335 ff.) diesen Misserfolg mit einer ab-

weichenden Gestalt der Glaskäppchen in Wachtels Versuchen zu erklären. Daraufhin wurden die Versuche nochmals mit allen Kautelen von Richter (1902, S. 38 ff.) wiederholt, wiederum ohne dass es gelungen wäre, Czapeks Ergebnisse auch nur in bescheidenem Umfange zu bestätigen. Ja, Richter erhielt sogar bei horizontal gelegten Wurzeln, deren Spitzen durch das Glaskäppchen in die normale Lage nach unten abgelenkt waren, nach Entfernung der Glaskäppchen eine geotropische Krümmung in der horizontalen Streckungszone (ob einwandfrei?). Somit können wir die Methode Czapeks nicht als geeignet ansehen, das Problem zu lösen. Auch ich habe bei gelegentlichen, übrigens unveröffentlicht gebliebenen Versuchen, bei denen ich die Spitzenablenkung nach einer anderen Methode bewirkt habe, nur negative Erfolge erzielt[1]) (siehe auch Němec 1904, S. 51; seine Versuche mit invers gestellten Wurzeln 1904, S. 47 ff. beweisen nichts).

Da sonach die Versuche Czapeks die Frage nicht gelöst haben, so wurde mit anderen Methoden versucht, eine Lösung anzubahnen. F. Darwin (1902, S. 266) griff zu derselben, die er bei Graskeimblättern zum Nachweise der Spitzenperzeption verwendet hatte: Wurzeln, deren Spitzen in einem Glasröhrchen horizontal festgehalten wurden (die komplizierte Versuchsanordnung, die dabei notwendig wurde, vergl. in der Arbeit), krümmten sich nicht nur bis zur Vertikallage, sondern über sie hinaus. Freilich zeigten nur 6—8 von 44 Versuchswurzeln ein solches Verhalten. Darwin scheint selbst Misstrauen gegen die Beweiskraft dieser Versuche gehabt zu haben. In der Tat lassen die wenigen positiven Erfolge recht viele Erklärungen zu. Dasselbe gilt für ähnliche Versuche Massarts (1902, S. 21 ff.).

Von um so grösserer Wichtigkeit ist es, dass ganz neuerdings Piccard 1904, S. 94 ff.) eine Methode ersonnen hat, die vielleicht in der Hand eines exakt arbeitenden Pflanzenphysiologen berufen ist, die Frage nach der Beteiligung der Wurzelspitze an der Geoperzeption zu lösen. Seit Knight (1806) wissen wir, dass die Pflanzen unter dem Einflusse von Zentrifugalkräften mit allen ihren Organen genau entsprechende Krümmungen machen wie unter dem Einflusse der Schwerkraft. Deshalb nimmt man mit Recht an, dass in beiden Fällen die Auslösung auf gleiche Weise, nämlich durch eine Massenwirkung, zustande kommt. Piccard hat nun die Schwerkraft durch die Zentrifugalkraft ersetzt und zwar folgendermassen: Er befestigt die Wurzel schräg so an dem Zentrifugalapparat, dass die ideelle Verlängerung der Drehachse die Wurzel etwa 1 bis 2 mm hinter der Spitze schneidet. Dadurch wird bei der Rotation die Massenwirkung in den Spitzenteilen in entgegengesetzter Richtung zur Geltung kommen wie in der Streckungszone. Wäre nun in der letzteren nur derjenige Impuls für die Richtung der Krümmung von

[1]) Die Versuche von Němec (1901 b, S. 91 ff.) zeigen, dass die Wurzelspitze den geotropischen Reiz perzipiert, nicht aber, dass von ihr eine Reiztransmission nach der Aktionszone stattfindet.

Bedeutung, der von der Spitze zugeleitet wird, so müsste die Krümmung genau entgegengesetzt gerichtet sein wie in gewöhnlichen Zentrifugalversuchen, in denen sich die Massenwirkung in der ganzen Wurzel auf ein und derselben Seite geltend macht. Piccard versichert, dass ein solcher Erfolg in seinen Versuchen niemals eingetreten sei, dass vielmehr die Wachstumszone sich stets so krümmte, als ob die Zentrifugalkraft allein auf sie gewirkt habe. Piccard schliesst daraus, dass die Geoperzeption in der Streckungszone selbst erfolge und dass eine Reizfortpflanzung von der Spitze aus nicht bestehe. Leider sind die Versuche nicht zahlreich genug, um völlig überzeugend zu sein. Man darf aber wohl aus einer exakten Fortsetzung derselben wichtige Aufschlüsse erwarten. Dies muss namentlich gegenüber Němec (1904 a, S. 10) betont werden, der mit Unrecht der Meinung ist, die Methode Piccards sei bedeutungslos, weil in den Versuchen bei den angewendeten Zentrifugalkräften die Massenwirkung sehr viel grösser sei als die Massenwirkung, welche die Schwerkraft auf der Erde verursacht. Ist die Wurzelspitze in besonders hohem Grade zur Geoperzeption befähigt, so wird sie zweifellos eine solche Befähigung auch grösseren Massenwirkungen gegenüber behalten. Würde also nach der Geoperzeption von ihr aus ein Impuls zur Streckungszone geleitet, so wäre nicht einzusehen, warum derselbe nicht auch bei Reizung durch grössere Massenbeschleunigungen die Krümmungsrichtung ebenso beeinflussen sollte, wie bei den Keimblättern der Gräser der von der Spitze zugeleitete Impuls die Richtung der phototropischen Krümmung bestimmt, wenn die Spitze und der übrige Teil von entgegengesetzten Seiten gleich intensiv einseitig beleuchtet werden.

Vorläufig also wissen wir noch nichts Sicheres darüber, ob nur die Wurzelspitze den geotropischen Reiz perzipieren kann oder ob auch die Aktionszone zur Geoperzeption befähigt ist, ja ob überhaupt von der Wurzelspitze ein Impuls nach der Reaktionszone ausstrahlt[1]). Die vorliegenden Versuche machen das letztere zum mindesten zweifelhaft.

Diese Tatsache kann nicht scharf genug betont werden. In neuester Zeit hat nämlich die Frage, ob die Wurzel allein das Perzeptionsorgan der Wurzel sei, ganz besonderes Interesse auch in anderer Hinsicht gewonnen. Diese Frage ist nämlich von grösster Bedeutung für die sog. Statolithenhypothese, die von Haberlandt (z. B. 1903) und Němec (z. B. 1901 b) aufgestellt wurde, um die Tatsache der Geoperzeption unserem Verständnisse näher zubringen. So wie die Geoperzeption bei vielen, doch nicht bei allen Tieren durch den Druck von Statolithen auf ein Sinnesepithel vermittelt wird, so soll sie auch bei den Pflanzen durch den Druck von besonders schweren Körperchen auf das Zellplasma zustande kommen. Als solche Statolithen

[1]) Copeland (1901, S. 413 ff.; 1903, S. 62 ff.) nimmt sogar an, dass bei Lupinus albus von der Wurzelspitze ein Reiz zu dem Hypokotyle geleitet wird, der seine positive geotropische Krümmung auslösen soll. Bewiesen ist diese Annahme nicht.

glauben die genannten Forscher namentlich grosse und leicht bewegliche Stärkekörner ansehen zu können, die in Stengelorganen in der sog. Stärkescheide, in den Wurzeln mit grösster Konstanz in den zentralen Zellen der Wurzelhaube (der sog. Columella) und nur in diesen, nicht aber in dem Vegetationspunkte und auch nicht in der Streckungszone, vorkommen. Andert man die Lage der Organe, so wandern die Stärkekörner schon nach ziemlich kurzer Zeit auf die jeweils untere Zellwand hinüber. Es würde den Rahmen dieses Berichtes überschreiten, wollte ich hier über die Wandlungen berichten, welche die Statolithenhypothese schon in kurzer Zeit erfahren hat. Nur darauf sei hingewiesen, dass die Annahme, die Stärkekörner seien Statolithen und die Statolithenstärke sei als Anpassung an die Geoperzeption ausgebildet worden, bei manchen Fachgenossen Anklang, bei anderen dagegen Widerspruch gefunden hat. Ich persönlich habe mich nicht mit der Hypothese befreunden können, dass besonders schwere Körperchen, wie z. B. die leicht beweglichen Stärkekörnchen, in den Dienst der Geoperzeption gestellt seien[1]); einmal, weil manche niedere Pflanzen (wie auch manche Tiere) sich ohne entsprechende Statolithen gegenüber der Schwerkraftrichtung orientieren können, zweitens, weil die stille Voraussetzung der Hypothese, dass die Geoperzeption der Wurzel nur in der Spitze und noch dazu nur in einem kleinen Teile derselben, nämlich der Wurzelhaube, erfolge, durch keinerlei Versuche, wie wir sahen, bisher wahrscheinlich gemacht, geschweige denn bewiesen ist, drittens weil es mir bedenklich erscheint, anzunehmen, dass die Pflanze so grobe Mittel, wie die leicht beweglichen Stärkekörner es sind, zur Geoperzeption nötig habe (Fitting 1905, S. 387 ff.), und nicht zuletzt auch deshalb, weil eine grosse Reihe von Versuchsergebnissen (siehe namentlich bei Fitting 1905) der Hypothese nicht günstig sind[2]).

So wäre also die Entscheidung der Frage, wo in der Wurzel die Geoperzeption erfolgt, auch für die Beurteilung der Statolithenhypothese von grosser Wichtigkeit. Es kann sonach nicht wundernehmen, dass der eine Begründer dieser Hypothese, nämlich Němec, viele Mühe darauf verwendet hat, dieses Problem zu lösen, leider ohne allzuviel Erfolg. Abgesehen von nicht eindeutigen Versuchen, in denen Wurzeln mit entstärkten Wurzelhauben der Schwerkraftwirkung ausgesetzt wurden, sind hier vor allem seine Versuche mit Wurzeln zu erwähnen, denen die stärkehaltigen Wurzelhauben vor der Reizung durch Dekapitation der Spitze genommen waren. Solche Wurzeln waren nicht mehr imstande, sich geotropisch zu krümmen. Die geotropische Empfindlichkeit kehrte erst dann wieder, wenn an der Wunde eine neue stärke-

[1]) wenn ich auch mit den meisten Pflanzenphysiologen der Meinung bin, dass eine Gewichtswirkung im Plasma die Geoperzeption vermittelt. Diese Ansicht ist nicht der Statolithenhypothese eigentümlich.

[2]) So auch die Versuche von Noll, Kritische Versuche zur Stärke-Statolithenhypothese. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn 1905.

haltige Haube regeneriert oder wenigstens ein Callus mit leicht beweglichen Stärkekörnern in den Zellen gebildet war (Němec 1900, S. 244; 1901 b, S. 98, S. 134 ff.; 1904, S. 46 ff., S. 55 ff.). Verhältnismässig bald nach der Verwundung krümmten sich nur ganz wenige Wurzeln unter dem Einflusse der Schwerkraft, nämlich jene, in denen spezifisch schwerere Stärkekörner auch in den Zellen des Wurzelvegetationspunktes vorhanden waren (1901 b, S. 137; 1902, S. 340). Dass diese Hemmung der geotropischen Krümmungsfähigkeit nicht auf dem Wundshocke beruhe, sondern eben auf der Entfernung des Perzeptionsapparates, meint Němec aus anderen Versuchen schliessen zu können, in denen Wurzeln nach entsprechend schwerer Verwundung, durch welche aber die stärkehaltige Wurzelhaube nicht amputiert wurde, sich viel früher geotropisch krümmten als die dekapitierten (1901 b, S. 97 ff., S. 134 ff.; 1902, S. 340; 1905, S. 115; siehe z. B. auch F. Darwin 1882).

So bestechend auch diese Versuche auf den ersten Blick erscheinen mögen, so wenig können sie einer Kritik standhalten[1]). Zunächst gibt es eine grosse Anzahl von Angaben anderer Forscher, die mit den Beobachtungen Němecs nicht übereinstimmen. So sollen einerseits nach Darwin (1881, S. 449), Wiesner (1881, S. 105 ff.), Wachtel (1899), Czapek (1895, S. 247 ff.; 1898, S. 230 ff.; 1901, S. 117 ff.), und Richter (1902, S. 12 ff., S. 26 ff.) bei verschiedenen Pflanzen auch solche Wurzeln, denen die (stärkehaltigen) Spitzen amputiert waren, sich verhältnismässig bald nach der Verwundung, jedenfalls vor der Regeneration der Hauben, geotropisch gekrümmt haben. Freilich wurde dabei auf die Verteilung der Stärke in dem Stumpfe nicht geachtet. Andererseits soll aber nach Brunchorst (1884a, S. 89), Czapek (1898, S. 202; 1900, S. 314) und Richter (1902, S. 25 ff.) der Wundshock an Wurzeln, denen ohne Amputation der Wurzelhaube entsprechend schwere Wunden beigebracht worden waren, die Krümmung annähernd ebensolange gehemmt haben wie bei den dekapitierten Kontrollwurzeln. Hiernach wäre es überaus wünschenswert, wenn die Frage nach dem Einflusse verschiedenartiger Verwundungen auf den geotropischen Reizprozess von neuem einer umfassenden und eingehenden Untersuchung unterzogen würde, bei der auch kritisch die Möglichkeit andersartiger Krümmungen (z. B. durch traumatotropische Reizung) in Betracht zu ziehen wäre.

Aber auch dann, wenn Němec mit seinen Angaben recht haben sollte, so wäre er doch nicht berechtigt, aus der Gesamtheit seiner Versuche mit verwundeten Wurzeln den Schluss zu ziehen, dass bei den der Hauben beraubten Wurzeln die geotropische Krümmung nur infolge der Entfernung des Perzeptionsapparates, nicht aber schon infolge des Wundshockes besonders lange ausbleibe. Denn für die Grösse des Wundshockes kommt nicht allein

[1]) Wie weit die neuen Versuche Němecs (1905) einwandfrei sind, wird sich erst aus der angekündigten ausführlichen Arbeit ersehen lassen.

die Ausdehnung der Wunde, sondern auch der Ort, wo sie geschlagen, und die Art, wie sie beigebracht wird, in Betracht. So konnte Rothert (1894, S. 204 ff.) die interessante Beobachtung machen (die weiterhin noch eingehender zu besprechen sein wird), dass bei den Keimblättern einiger Gräser, wie z. B. von Avena, die phototropische Empfindlichkeit (vergl. in meiner Arbeit S. 38) im unteren Teile nur dann vorübergehend durch Wundreiz völlig aufgehoben werden kann, wenn die Spitze des Keimblattes durch einen Querschnitt abgetragen wird, während ein solcher Erfolg durch jede andere Art der Verwundung, mag sie noch so schwer sein, nicht erzielt wird, falls dabei nur die Kontinuität zwischen Spitze und Basis teilweise bestehen bleibt. Es ist also sehr wohl möglich, ja wahrscheinlich, dass auch in der Wurzel ganz ähnliche korrelative Beziehungen zwischen Spitze und Streckungszone bestehen, welche es bewirken, dass der Wundshock nach Spitzenamputation weit grösser ist als nach jeder anderen Verwundung.

Schliesslich aber sind die Versuche von Němec auch deshalb nicht beweiskräftig, weil wir nicht wissen können, in welche Teile des Reizprozesses der Wundshock hemmend eingreift. Němec hat sich zwar bemüht, durch eingehende Versuche zu zeigen (1901 a), dass der Wundshock in der Wurzel nur die geotropische Reaktionsfähigkeit, nicht dagegen auch das geotropische Perzeptionsvermögen hemme. Seine Beweisführung ist aber nur für den Fall zwingend, dass die Geoperzeption allein der äussersten Spitze der Wurzel zukommt, was ja aber eben bisher nicht bewiesen werden konnte. Vor der Hand ist es nach den Beobachtungen an andersgearteten Reizvorgängen jedenfalls wahrscheinlicher, dass durch den Wundshock auch die geotropische Empfindlichkeit vorübergehend herabgesetzt wird.

So müssen wir also betonen, dass auch die Versuche Němecs den Sitz des geotropischen Perzeptionsvermögens in der Wurzel nicht aufzudecken vermochten.

Leider sind auch einige Reizerfolge und Reiztransmissionen besonderer Art, die man neuerdings in den Wurzeln aufgedeckt hat, nicht geeignet, dieses Problem wesentlich zu fördern. Sie sind aber an und für sich interessant genug, um hier eine Berücksichtigung zu verdienen. Czapek zeigte nämlich, dass in verschiedenen Organen der Pflanze, so auch in der Wurzel nach einer tropistischen Reizung, und zwar nur nach einer solchen, nicht aber nach einer andersartigen Reizung, der Gehalt an Homogentisinsäure, einem Abbauprodukte des Tyrosins, zunimmt, indem ein Antienzym gebildet wird, welches die unter dem Einflusse einer Oxydase sonst stattfindende Oxydation dieser Säure hemmt. Der Gehalt an Homogentisinsäure soll in Wurzeln nach geotropischer Reizung auch dann zunehmen, wenn die stärkehaltige Wurzelspitze vor der Reizung amputiert wurde. Die Antifermentreaktion soll dagegen in dem Stumpfe nicht mehr eintreten, wenn man von der Spitze eine 2 mm lange Zone entfernte (Czapek 1897; 1902, S. 468; 1905, S. 93 ff.).

Czapek schliesst daraus, dass die Wurzelspitze allein den Schwerereiz perzipieren kann, dass aber die Geoperzeption nicht in der stärkehaltigen Wurzelhaube lokalisiert sei. Doch muss demgegenüber betont werden, dass die bisherigen Angaben Czapeks eine Einsicht in die Art des Zusammenhanges zwischen der „Antifermentreaktion" und dem geotropischen Reizprozesse durchaus nicht erlauben und dass die durch Titration gewonnenen Ergebnisse zum Teil wohl noch der Bestätigung bedürfen, da die gefundenen Zahlen den Fehlergrenzen bedenklich naheliegen. Auf jeden Fall aber sind Czapeks Befunde von höchstem Interesse, weil sie uns einen ersten Einblick in Stoffwechseländerungen gestatten, die unter dem Einflusse von Reizen eintreten. Ob sie auch die tropistischen Reizleitungen begleiten, lässt sich vorläufig meiner Meinung nach nicht mit Sicherheit sagen.

Ferner beobachtete Němec (1900, S. 245; 1901 b, S. 147 ff.), dass nach Ablenkung einer Wurzel aus der normalen Lage in den „Statolithenzellen" der Wurzelhaube an derjenigen Zellwand, wo in der Ruhelage die leicht beweglichen Stärkekörner gelegen hatten, eine Plasmaansammlung eintritt. Sie soll bald darauf in den stärkefreien Zellen des Vegetationspunktes sichtbar werden und sich allmählich auch auf die Zellen der Krümmungszone fortpflanzen. Němec ist der Meinung, die Plasmaansammlung sei eine Reaktion auf die Lagenveränderung der spezifisch schwereren Körperchen, die durch Verschiebung des Organes aus seiner Ruhelage bewirkt wurde, und die Fortleitung dieser Reaktion sei innig verknüpft mit der Fortleitung des geotropischen Impulses. Doch hat Němec weder bewiesen, dass die Plasmaansammlung in den stärkefreien Wurzelzellen überhaupt durch eine Reiztransmission von den stärkehaltigen aus veranlasst wird, noch, dass die Fortleitung dieser Reaktion direkt etwas mit dem geotropischen Reizvorgänge zu tun hat, noch schliesslich, dass die Ansammlung durch die Lageveränderung der spezifisch schweren Körperchen ausgelöst wird. Aus der Tatsache, dass die Plasmaansammlung bei geotropischen Farnwurzeln nicht vorkommt (Němec 1904, S. 55), geht vielmehr hervor, dass sie mit der geotropischen Reaktion nicht direkt zusammenhängt. Und da in transversal geotropischen Wurzeln die Plasmaansammlung dauernd auch in der Ruhelage vorhanden sein soll (Němec 1901 b, S. 162), so kann sie nicht immer Folge der Stärkeumlagerung sein. Zudem haben die Abbildungen, die Němec gibt, um die Plasmaansammlung zu demonstrieren, nicht recht überzeugend auf mich gewirkt. So bedürfen also auch diese Beobachtungen in vieler Hinsicht noch der Vervollständigung durch eingehende, kritische Studien, ehe aus ihnen Schlüsse auf die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in den Wurzeln gezogen werden können.

4. Leitung des Wundreizes.

a) Auslösung von Hemmungen und Beschleunigungen.

Schon mehrfach wurde in den früheren Abschnitten meiner Abhandlung auf Reiztransmissionen hingewiesen, die durch traumatische Einflüsse veranlasst werden (vergl. bei Mimosa S. 6, Biophytum S. 8, den Ranken S. 9, ferner S. 10, Anm. 1; Traumatotropismus bei Wurzeln S. 27). Es sind dies nicht die einzigen Fälle, wo sich eine Reizleitung nach Verwundungen beobachten lässt. Vielmehr sind solche Reizübertragungen der mannigfaltigsten Art bei Pflanzen weit verbreitet. Doch geben sie sich vielfach nicht direkt durch eine Reaktion zu erkennen. Man kann auf sie oft nur daraus schliessen, dass sie Hemmungen oder Beschleunigungen irgendwelcher Art zur Folge haben (vgl. dazu auch die ähnlichen Beobachtungen für Kontaktreizung bei Ranken S. 21). So wird z. B. bei den Keimlingen der Gräser, wie schon erwähnt wurde, die phototropische und geotropische Empfindlichkeit des Keimblattes vorübergehend, für einige Stunden, völlig aufgehoben, wenn man die Spitze des Kotyledo abschneidet (Rothert 1894, S. 191 ff.). Dagegen wird die Befähigung, den phototropischen Reiz zu leiten, und das phototropische Reaktionsvermögen des Kotyledo durch den Schnitt nicht wesentlich beeinflusst (Rothert 1894, S. 196, S. 200). Die Aufhebung der Empfindlichkeit wird, wie Rothert zeigte, nicht durch die Entfernung der besonders phototropisch empfindlichen Spitze bewirkt. Doch ist es nicht eine Verwundung schlechthin, die einen solchen Erfolg hat: Nur eine völlige Kontinuitätstrennung der Spitze von dem übrigen Teile des Kotyledo hebt die Empfindlichkeit auf, während jede andere, selbst viel schwerere Wunde die Empfindlichkeit nur herabsetzt (Rothert 1894, S. 204 ff.). Auch an Dikotylenkeimlingen hat die Dekapitation einen ähnlichen Einfluss (Rothert 1894, S. 206 ff.). Er braucht übrigens nicht auf das verwundete Organ beschränkt zu bleiben, sondern kann sich auch auf andere Organe erstrecken, so z. B. bei den Paniceenkeimlingen vom Kotyledo auf das hypokotyle Stengelglied (Rothert 1894).

Es dürfte nur wenige Pflanzen geben, bei denen eine Verwundung nicht in geringerer oder grösserer Entfernung von der verletzten Stelle den Ablauf von Reizvorgängen störend beeinflusst, wobei es freilich zunächst unentschieden bleibt, welcher Teil des Prozesses gestört wird. Entsprechende Beobachtungen an Wurzeln wurden früher schon mitgeteilt (vgl. S. 34 ff. und Rothert 1894a). Dagegen scheint die Hemmung der Reizvorgänge in manchen Sprossen verhältnismässig gering (vgl. z. B. Czapek 1895, S. 264 ff., S. 266; Richter 1902, S. 28 ff.) und von der Länge des dekapitierten Stückes abhängig zu sein. Doch fehlen hier eingehende kritische Untersuchungen. Bei Dionaea scheint eine genügend grosse Beschädigung der einen Blatthälfte ihre Reak-

tionsfähigkeit, nicht dagegen ihre Empfindlichkeit für Stossreize, das Leitungsvermögen des perzipierten Reizes und die Reaktionsfähigkeit der anderen Blatthälfte aufzuheben (Balfour 1876, S. 344 ff.). Bei den Ranken hemmt eine Verwundung den Ablauf des haptotropischen Reizvorganges wie auch desjenigen, der durch die Durchschneidung der Basis ausgelöst wird. Doch erstreckt sich der Einfluss dieses hemmenden Wundreizes bemerkenswerterweise nur auf wenige Millimeter (5—10 mm; vgl. Fitting 1904, S. 433, S. 448 ff.).

Aber nicht nur induzierte Reizvorgänge, auch die verschiedensten anderen Lebensprozesse können fern von den Wundstellen durch das Trauma beeinflusst werden. So beobachtete Rothert (1894, S. 193 ff.), dass die Dekapitation des Graskotyledo die Wachstumsintensität des Stumpfes vorübergehend mehr oder weniger herabsetzt. Dieser Erfolg ist allgemein verbreitet: Auch bei Wurzeln (Literatur siehe bei Rothert [1894a]; Czapek [1895, S. 246 ff.]; Němec [1905, S. 117]) und Sprossen (Sachs [1873, S. 329]; Wiesner [1881, S. 61 ff.]; Rothert [1894, S. 208]; Czapek [1895, S. 264 ff.]) wird das Wachstum durch die Dekapitation vorübergehend verlangsamt oder dauernd aufgehoben (vergl. Scholtz [1892, S. 387]). Das Mass dieser Hemmung scheint wiederum von der Länge der dekapitierten Strecke abhängig zu sein (vergl. dazu für Wurzeln z. B. Firtsch [1884, S. 248 ff.]). Der Einfluss des Wundshocks kann sich sogar in Organen der Pflanze bemerkbar machen, die von der Wundstelle ziemlich weit entfernt sind (Townsend 1897, S. 509 ff.). Namentlich gilt dies für Keimpflanzen, bei denen z. B. die Verwundung der Wurzel das Wachstum des Keimsprosses vorübergehend stört. Ist die Wunde geringfügig, so folgt dem Eingriffe an vielen verwundeten und namentlich an den mit ihnen in Zusammenhang stehenden Organen eine Wachstumsbeschleunigung. Ist die Verwundung schwer, so geht der Beschleunigung eine Wachstumsverlangsamung voraus. So wird auch das Wachstum der Sprossachsen älterer Pflanzen durch Entfernung einer Anzahl von Wurzeln oder von Blättern vorübergehend beschleunigt. Ebenso kann das Wachstum eines Blattes (Calla) nach Verletzung eines anderen beschleunigt werden. Die Wurzeln scheinen von den übrigen Organen der Pflanze im allgemeinen weit unabhängiger zu sein.

Bei allen diesen Einflüssen, die der Wundreiz fern von der Wundstelle ausübt, lässt sich schwer übersehen, wie weit sie auf einer direkten Transmission des Wundreizes und wie weit sie auf einer Störung innerer korrelativer Beziehungen beruhen. Dass durch eine solche Störung in der Tat auffallende Reaktionen veranlasst werden können, werden wir später sehen.

Weiter wird durch eine Verwundung in den verwundeten Organen meist die Atmungsintensität (Boehm 1897, S. 685 ff.; Stich 1891, S. 15 ff.; Pfeffer 1896; Richards 1896) und in Abhängigkeit davon auch die Wärmeproduktion, jedoch nur bis zu etwa 2 cm Entfernung von der Wunde Richards 1897, S. 29 ff.), durch den Wundreiz vorübergehend gesteigert.

Auch elektrische Störungen sind Folge von Verletzungen (Kunkel 1882, S. 5 ff.)[1]). In Blättern scheinen die Chloroplasten (nach eigenen Beobachtungen, die noch weiter verfolgt werden sollen) bis zu 1—2 mm Entfernung von einer Wundstelle vorübergehend die Fähigkeit der Stärkespeicherung zu verlieren. Umgekehrt scheint im Winter an immergrünen Blättern, in denen unter dem Einflusse der niederen Temperatur eine Auflösung der Stärke stattgefunden hat, durch den Wundreiz in den Chloroplasten die Fähigkeit zur Stärkebildung wieder geweckt zu werden und zwar nicht nur in den Zellen, die der Wunde direkt benachbart sind, sondern von der Wunde ausgehend auch in weiter entfernten Zellschichten (Lidforss 1896, S. 39; Czapek 1901a, S. 120 ff.).

b) Auslösung von Traumataxis.

Neben solchen Hemmungen und Beschleunigungen mancher Lebensprozesse gibt es aber auch einige andere Auslösungsvorgänge, die direkt als Reaktionen auf den Wundreiz eintreten und sich von der Wundstelle ausbreiten. Sie sind allerdings nur mit dem Mikroskope sichtbar zu machen. In sehr vielen Pflanzenorganen nämlich stellen sich nach einer Verletzung zunächst in den der Wunde benachbarten, unverletzt gebliebenen Zellen eigentümliche Umlagerungen des Plasmas ein: es sammelt sich (einige Stunden nach dem Eingriffe) in dichter Masse an derjenigen Zellwand, die der Wunde zugekehrt ist, und auch der Zellkern wandert nach jener Zellwand hinüber. Ähnliche Umlagerungen erfolgen alsdann auch in den Zellen, die weiter von der Wundstelle entfernt sind. Doch bleibt diese Reaktion auf ziemlich kleine Strecken beschränkt, indem sie sich höchstens bis zu 1,6 mm von der Wunde ausbreitet (Tangl 1884, S. 25 ff.; Nestler 1898; Němec 1901c, S. 8 ff.; Miehe 1901, S. 129 ff.). Nach Němec (1901c, S. 18 ff., S. 30 ff.) zerfällt die ganze traumataktische Umlagerung bei den Wurzeln in zwei Vorgänge. Der Umlagerung des Plasmas und des Kernes soll nach einiger Zeit eine Veränderung der Plasmastruktur und eine Verschmelzung und Vergrösserung der Vakuolen folgen. Diese zweite Reaktion pflanze sich viel langsamer fort als die erste.

Auch die Chlorophyllkörner in den Blattzellen können durch eine Verwundung des Blattes sehr auffallende Umlagerungen erfahren, die schon nach wenigen Minuten beginnen und sich allmählich in allen Zellen des Blattes, von der Wundstelle aus fortschreitend, einstellen sollen (Frank 1872, S. 220 ff.; Schimper 1885, S. 227 ff.).

c) Auslösung der Plasmaströmung.

Zusammen mit diesen traumataktischen Vorgängen tritt nach einer Verwundung meist noch eine weitere Reaktion ein, nämlich eine lebhafte

[1]) Vergl. den zweiten Teil dieser Abhandlung (1906).

Plasmaströmung, die sich von der Wundstelle aus sehr viel weiter, oft sogar durch die ganze Pflanze ausbreitet. Dadurch gewinnt diese Erscheinung ganz besonderes Interesse. (Die Auslösung der Plasmaströmung durch Wundreiz wurde entdeckt von Frank 1872, S. 235 ff.; Velten 1872, S. 652 und Prillieux 1874, S. 750 ff.; siehe ferner z. B. Keller 1890; Hauptfleisch 1892, S. 196; Kretzschmar 1904; weitere Literatur bei Ewart 1903.) Einige Zeit nach der Verwundung, im Sommer bei 19—23° schon nach 2—3 Minuten (Kretzschmar 1904, S. 279 ff.), beginnt das Plasma, das sich in den unverwundeten Blättern von Vallisneria, Elodea, Hydrocharis u. a. meist nicht bewegt, in den der Wunde benachbarten Zellen lebhaft zu strömen. Bald darauf breitet sich diese Strömung weiter aus. Sie pflanzt sich eventuell durch alle Teile der Pflanze bis in die Wurzeln fort, wenn man ein Leitbündel, sei es im Blatte oder im Stengel oder in der Wurzel, durch Schnitt oder Stich verwundet, bleibt dagegen auf eine kleinere Strecke beschränkt, wenn keine Leitbündelzelle verletzt wird. In beiden Fällen hört sie nach Ablauf einer gewissen Zeit wieder auf. Erwähnt sei, dass eine begrenzte Reizausbreitung der Plasmaströmung auch dann erfolgte, als das Strömungsphänomen nicht durch Wundreiz, sondern durch Berührungsreiz (durch Reiben der Epidermis eines Vallisneriablattes mit einem Pinsel) ausgelöst wurde (Kretzschmar 1904, S. 284).

d) Auslösung formativer Prozesse.

Ferner dürften durch den Wundreiz auch formative Prozesse mannigfaltiger Art in einiger Entfernung von der verletzten Stelle geweckt werden können. So werden vielfach die Zellen, welche nicht direkt an die Wunde angrenzen, zu neuem Wachstume und zu Zellteilungen angeregt (vgl. Massart 1898, S. 10, S. 38 ff., S. 40 ff.; Molisch 1888; Miehe 1902, S. 547 ff.; Küster 1903, S. 91 ff., S. 153 ff.; dort auch die weitere Literatur), Vorgänge, durch die der Wundverschluss unterstützt, die Verstopfung von Interzellularen (Mellink 1886, S. 745 ff.) und Gefässen (durch Thyllen) oder die Zerdrückung der Gefässe bewirkt[1]) wird. So wurde ferner beobachtet, dass Parenchymzellen in einiger Entfernung von der Wunde sich zu Kollenchym umbilden. Mit diesen formativen Prozessen können auch chemische Veränderungen der Zellmembranen, so z. B. eine Gummibildung, Hand in Hand gehen. Doch ist es für alle diese Prozesse nicht leicht, mit Sicherheit zu zu sagen, wie weit dabei Reizleitungsvorgänge des Wundreizes, wie weit andere Anlässe auslösend beteiligt sind.

Es muss hier noch eines besonders interessanten, mit Zellteilungen verknüpften formativen Vorganges gedacht werden, an dessen Auslösung höchst-

[1]) Namentlich bei Ulmus und Populus macht sich der Wundreiz noch in beträchtlicher Entfernung von der Wunde durch Zellteilungen im Kambium geltend (Küster 1903, S. 168).

wahrscheinlich ebenfalls Reizleitungen von Aussenreizen beteiligt sind: nämlich der Gallenbildung durch Gallinsekten. Die Gallen sind Geschwulstbildungen der Pflanze von durchaus spezifischem, oft sehr kompliziertem Baue, die entstehen, nachdem ein Gallentier sein Ei auf oder in das Gewebe einer Pflanze abgelegt hat. Die komplizierteren dieser Geschwülste kommen durch sehr lebhafte Zellteilungen in der Nachbarschaft des Eies und durch anomale Ausbildung dieser Gewebe zustande. An dieser Tätigkeit beteiligen sich nicht nur die Zellen, die sich in nächster Nähe des Eies befinden, sondern auch weiter von ihm entfernte, zu denen irgend ein Reiz geleitet wird: Es bildet sich, wie man sagt, ein grösseres „Reizfeld". Welcher Art die Leitungsvorgänge sind und wodurch sie ausgelöst werden, ob etwa der Wundreiz dabei von Bedeutung ist, ist zunächst gänzlich unbekannt. Jedenfalls hat man Grund zu glauben, dass chemische Einflüsse besonderer Art, die von der Larve des Gallentieres oder in selteneren Fällen auch von einem aus dem Legestachel des Muttertieres mit dem Ei ausgestossenen Gifte ausgehen, in erster Linie zu der Geschwulstbildung Anlass geben. Im übrigen aber ist die Ätiologie der Gallenbildung noch wenig geklärt (Literatur siehe z. B. bei Küster 1903, S. 189 ff.).

B. Reizleitungsvorgänge bei einzelligen Pflanzen.

Wie bei den mehrzelligen Pflanzen, so fehlen auch bei den einzelligen Pflanzen, wie z. B. bei den mit Lokomotionsorganen versehenen, frei beweglichen Formen, den Bakterien, Flagellaten, Volvocaceen, den Schwärmsporen und Spermatozoiden vieler Algen, Pilze, Moose und Farne, Reizleitungen, wenn auch in kleinstem Raume, nicht. Namentlich dürften die lokomotorischen Richtungsbewegungen dieser Zellen, die sog. Taxien, die den Tropismen der festgewachsenen Pflanzen entsprechen, ohne Einschaltung von Reiztransmissionen zwischen Perzeptions- und Reaktionsvorgang kaum verständlich werden. Jedoch ist es begreiflicherweise bisher nur in seltenen Fällen möglich gewesen, solche Reizleitungsvorgänge bei einzelligen Pflanzen exakt festzustellen. So beruht es meist auf Vermutungen, die nicht durch Versuche gestützt sind, wenn man die sog. roten Augenflecke (Literatur siehe z. B. bei Kolkwitz 1897, S. 187) oder in anderen Fällen die Geisseln und Cilien als Perzeptionsorgane anspricht und eine Reizleitung in die anderen Zellenteile annimmt. Dass z. B. der Augenfleck nicht das alleinige Perzeptionsorgan für das Licht ist, geht aus Versuchen Engelmanns (1882, S. 395) an Euglena hervor, die zeigen, dass eine Beleuchtung des vorderen, hyalinen Körperendes zur Auslösung der photischen Bewegung notwendig ist. Diese Versuche lehren gleichzeitig, dass die Beleuchtung der Cilie wirkungslos ist und dass eine Reiztransmission von dem Vorderende des Körpers nach der

Cilie besteht. Ferner kennen wir eine Anzahl lokomotorischer Organismen, die des Augenfleckes wie auch sonstiger Pigmentflecke gänzlich entbehren und doch phototaktisch empfindlich sind.

In anderen Fällen kann jedoch kein Zweifel darüber bestehen, dass die Cilien selbst empfindlich sind. So genügt es z. B. bei dem thigmotaktisch empfindlichen Chlamydomonas pulvisculus zur Auslösung der Schreckbewegung, wenn die Spitzen der Geisseln mit irgend einem festen Körper in Berührung kommen (Pfeffer 1884, S. 444). Alsdann tritt sofort infolge Geradestreckung der Geisseln die rückwärts gerichtete Schreckbewegung ein. Sonach muss eine Reizleitung und zwar sehr schnell von der Spitze der Cilien nach ihrer Basis erfolgen. In ähnlicher Weise scheinen auch die Cilien bei thigmotaktisch reizbaren Infusorien reizbar zu sein (Pfeffer 1904, S. 761).

Ob die Geisseln auch bei der galvanotaktischen Empfindlichkeit selbst empfindlich sind, wie es wahrscheinlich ist, lässt sich aus den bisherigen Versuchen noch nicht mit Sicherheit entnehmen. Über den Ort der Perzeption bei anderen Reizbarkeiten wissen wir bis jetzt nichts. —

Bei lokomotorisch beweglichen Zellkolonien, wie z. B. bei Volvox, wird das harmonische Zusammenarbeiten der Geisseln aller Zellen bei den autonomen und auch bei den Reizbewegungen ebenfalls nur durch die Annahme mannigfaltiger Reizleitungsprozesse zwischen den Einzelzellen der Kolonie verständlich (Gruber 1887, S. 95 ff.). Neben den Aussenreizen kommt hier auch der Einfluss von Innenreizen in Betracht. Versuche über die Reiztransmissionen fehlen vollständig. Sie dürften in Anbetracht der Grösse der Volvoxkolonien nicht ganz aussichtslos sein.

Abschnitt II.

Reizleitungen veranlasst durch Innenreize.

Schon in der Einleitung zu dieser Abhandlung wurde darauf hingewiesen, dass nicht nur jene korrelativen Beziehungen, die sich nach einer Erregung eines Organes durch Aussenreize in Reaktionen anderer Organe kundgeben, durch Reizleitungen bedingt werden, sondern aller Voraussicht nach auch viele derjenigen Korrelationen, die auf Innenbedingungen oder Innenreizen beruhen, durch Reizverkettungen zustande kommen dürften. Freilich hat die Forschung hier bisher, wenn man von einigen Fällen absieht, zu keiner tieferen Einsicht geführt. Lange Zeit hindurch hat man zur Erklärung dieser auf Innenbedingungen beruhenden Korrelationen, namentlich jener, die sich in formativen Prozessen äussern, wohl in allzu einseitiger Weise geglaubt, die massgebenden Ursachen dieser Beziehungen in Ernährungseinflüssen (z. B. in der Richtung der Stoffwanderung) und in der Bildung und der Wanderung spezifischer formbildender Stoffe erblicken zu können. Es kann ja kein

Zweifel darüber bestehen, dass solche Ernährungseinflüsse für viele Korrelationen von grösster und massgebender Bedeutung sind. Es hiesse aber die Beobachtungen über die Reizleitungen von Aussenreizen ignorieren, wollte man leugnen, dass auch bei den durch Änderung von Innenbedingungen sich ergebenden Beziehungen zwischen den Organen der Pflanze Reiztransmissionen der mannigfaltigsten Art vielfach beteiligt sein können.

In der Tat scheinen neuere und eindringendere Forschungen immer deutlicher zu zeigen, dass das Innengetriebe der Pflanze, soweit es unabhängig ist von direkten Aussenreizen, auch in vielen solcher Vorgänge, zu deren Erklärung man Ernährungseinflüsse glaubte heranziehen zu können, durch mannigfaltige Reizverkettungen gelenkt wird. Es hätte natürlich bei dem heutigen Stande der Forschung keinen Zweck, hier alle die auf Innenreizen beruhenden Korrelationen durchzusprechen, bei denen eine Beteiligung von Reizleitungsvorgängen möglich ist. Ich muss mich auf einige Beispiele beschränken, für die nach den bisherigen Beobachtungen die Annahme von solchen Reizverkettungen besonders nahe liegt.

1. Bei Korrelationen zwischen den Teilen der bestäubten Blüte.

Dahin gehört vor allem eine Gruppe von Erscheinungen, die sich ungezwungen an die Besprechung der Reizleitungsvorgänge von Aussenreizen anschliessen lässt, weil man bei ihr vielfach darüber in Zweifel sein kann, welcher Vorgang durch Leitung eines Aussenreizes und welcher durch eine solche von Innenreizen ausgelöst wird. Es handelt sich um die formativen Prozesse, die infolge der Bestäubung und Befruchtung an den Teilen der Blüte eintreten. Die Eizelle ist bekanntlich bei den höheren Pflanzen, den Angiospermen, in einen von Hüllen umgebenen Gewebekörper, die Samenknospe, eingeschlossen, die ihrerseits wieder in Ein- oder Mehrzahl in einem besonderen Gehäuse, dem Fruchtknoten, befestigt ist. Der Fruchtknoten wird von Griffel und Narbe gekrönt. Zur Vollziehung der Befruchtung ist es nötig, dass der Pollenstaub zunächst auf die Narbe gelangt („Bestäubung"), wo er keimt. Die Pollenschläuche wachsen durch den Griffelkanal zu den Samenknospen und zu den Eizellen hin. Hier wird durch den Übertritt der männlichen Kerne aus den Pollenschläuchen in die Eizellen die Befruchtung vollzogen. Nach der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Kernes beginnt sogleich die Entwickelung des Embryo.

Wenn die Bestäubung oder die Befruchtung erfolgt ist, werden auch an anderen Teilen der Blüte Veränderungen bemerkbar: die Blüten- und Kelchblätter fallen eventuell ab, ebenso die Staubgefässe; die Fruchtknotenwandung fängt an zu schwellen und sich zur Fruchtwandung umzubilden; die Hüllen der Samenknospen wandeln sich zur Samenschale um. Vielfach erfolgen auch im Blütenstiele und im sog. Blütenboden anatomische Veränderungen, die

mit der Ausbildung der Frucht in Beziehung stehen (Reinke 1878; Vöchting 1884, S. 8; Reiche 1887, S. 316; dort weitere Literatur. Müller-Thurgau 1898, S. 173 ff.). Sie können sich auch auf den Kelch erstrecken, wenn er nach der Bestäubung oder Befruchtung nicht abgestossen wird (vgl. z. B. Gärtner 1844; 1849, S. 66 ff.; Reiche 1885). Ausserdem treten bei manchen Pflanzen an den Blütenstielen Krümmungen verschiedener Art auf, die durch eine der Befruchtung folgende Veränderung der tropistischen Befähigungen bewirkt werden, so z. B. dadurch, dass ein negativ geotropischer Stiel an seinem oberen Ende positiv geotropisch wird oder ein positiv phototropischer Stiel negative Reaktionsbefähigung (bei Linaria Cymbalaria, Hofmeister 1868, S. 292) erlangt (Beispiele siehe u. a. bei Darwin 1881, S. 439 ff.; Vöchting 1882, S. 124 ff., S. 171 ff., S. 172 ff.; Hansgirg 1890a)[1]).

Es liegt nun der Gedanke nahe, dass diese Veränderungen, die an den Blütenteilen nach der Befruchtung eintreten, allein durch die Befruchtung und ihre Folgen, d. h. durch die Entwickelung des Embryos aus der Eizelle, ausgelöst werden. Für manche dieser Reaktionen dürfte diese Annahme auch richtig sein, wobei es jedoch zunächst unentschieden bleiben muss, wie weit Reiztransmissionen an der Auslösung beteiligt sind. Für einen Teil dieser Veränderungen aber, namentlich solcher, die der Fruchtknoten selbst erleidet, liess sich bei einer ganzen Reihe von Pflanzen aus verschiedenen Familien zeigen, dass der Anstoss nicht durch Innenbeziehungen von dem heranwachsenden Embryo ausgeht, sondern von einem Aussenreize, der durch die Übertragung des Pollens auf die Narbe und die Ausbildung der Pollenschläuche gesetzt wird. Es gibt nämlich eine Anzahl von Kulturgewächsen, die normale Früchte, aber ohne Samen, tragen. Dies ist z. B. der Fall bei einigen Sorten von Äpfeln, Birnen, Orangen und Trauben (vgl. dazu Müller-Thurgau 1898, S. 135 ff.). Müller-Thurgau hat gezeigt, dass diese Früchte nur dann ausgebildet werden, wenn eine Bestäubung stattgefunden und der Pollen Pollenschläuche in den Griffelkanal und in die Fruchtknotenhöhlung hineingetrieben hat. Dagegen erwies sich der Fruchtansatz unabhängig davon, ob eine Samenknospe befruchtet wurde oder nicht.

Ganz ähnliche Erfahrungen hat man auch bei anderen Pflanzen machen können, so z. B. bei vielen Orchideen (vgl. dazu Hildebrand 1863, S. 329 ff.; Hofmeister 1868, S. 637; Strasburger 1886, S. 50 ff.). Bei ihnen besteht insofern eine Besonderheit, als in ihren Fruchtknoten zur Blütezeit, d. h. zu der Zeit, wo die Bestäubung erfolgt, die Samenknospen, ja manchmal sogar

---

[1]) Bei Digitalis und anderen Pflanzen scheint ein besonderer Einfluss von den befruchteten Blüten auch auf die Blütenstandsachse auszugehen. Die Achse krümmt sich lebhaft negativ geotropisch nach aufwärts, nachdem man sie horizontal gelegt hat. Diese Aufrichtung unterbleibt aber, wenn die Blüten schon befruchtet sind. Ist ein Teil der Blüten noch unbefruchtet, so richtet sich nur jener Teil der Infloreszenzachse auf, der die unbefruchteten Blüten trägt (vgl. Wiesner 1901, S. 803).

die Plazenten, an denen die Samenknospen ansitzen, noch gar nicht ausgebildet sind. Erst nachdem die Narbe bestäubt ist und die Pollenschläuche angefangen haben zu wachsen, wird die vor dem Aufblühen ins Stocken gekommene Weiterentwickelung des Fruchtknotens[1]) und seiner Teile wieder aufgenommen. Der Anstoss zu diesem Vorgange geht wiederum von dem gekeimten Pollen aus, nicht aber von der befruchteten Samenknospe: denn letztere muss ja erst ausgebildet sein, damit die Befruchtung vollzogen werden kann. Die Wirkung des Pollens und der Pollenschläuche macht sich nicht nur an denjenigen Stellen des Fruchtknotens geltend, die direkt mit dem gekeimten Pollen in Berührung sind[2]). Die Ausbildung der Plazenten und der Samenknospen kann vielmehr schon beginnen, ehe die Pollenschläuche zu ihnen gelangt sind. Es genügt dazu also schon die Anregung, welche die Pollenschläuche durch ihre Berührung mit einigen Teilen des Fruchtknotens auf alle seine Teile ausüben (Hildebrand 1863, S. 337 ff.). Ebenso lässt sich aber bei den Orchideen auch leicht nachweisen, dass die Veränderungen, die in anderen Blütenteilen nach der Bestäubung eintreten, nicht Folge der Befruchtung sind, sondern direkt oder indirekt durch Reize ausgelöst werden, die von dem keimenden Pollen ausgehen. Wenige Tage nach der Bestäubung welkt und vertrocknet nämlich bei den meisten Orchideenblüten die Blumenkrone. Wäre die Bestäubung verhindert worden, so hätte sie sich vielleicht noch Wochen oder gar Monate frisch erhalten. Dieses Abblühen der Blume erfolgt schon vor der Ausbildung der Samenknospen, also vor der Befruchtung. Ob es wie das Schwellen des Fruchtknotens durch den keimenden Pollen oder aber indirekt durch das Schwellen des Fruchtknotens ausgelöst wird, wissen wir bis jetzt noch nicht. Wie dies auch sein mag, ohne eine Reizverkettung dürfte diese Reaktion kaum erklärt werden können.

Dass der Entwickelungsanstoss zur Ausbildung einer Frucht vielfach durch Reize unabhängig von der Befruchtung und dem Wachstume des Embryos gegeben wird, liess sich auch noch auf andere Weise zeigen. Bei einigen Orchideen beispielsweise (vgl. Hildebrand 1865, S. 246; Strasburger 1886, S. 50 ff.) kann der Anstoss zur Weiterentwickelung des Fruchtknotens, d. h. zur Ausbildung der Plazenten und der Samenknospen, nämlich auch durch Bestäubung der Narbe mit ganz fremdem Pollen erfolgen, der überhaupt nicht imstande ist, die Eizellen zu befruchten; vorausgesetzt nur, dass er keimt und Pollenschläuche in den Fruchtknoten treibt. So konnte z. B.

[1]) Weitere Fälle ähnlicher Art aus anderen Familien siehe bei Hofmeister 1868, S. 637 und Goebel, K. Organographie der Pflanzen 1898 1901 S. 793: Bestäubung der Coniferen-Ovula ist nötig zur Ausbildung der ♀ Prothallien und Archegonien; Bestäubung der Narben von Corylus, Fagus, Quercus und einigen Oleaceen zur Ausbildung des Fruchtknotens und der Ovula.

[2]) Hier wäre auch auf die Beobachtung Müller-Thurgaus (1898, S. 161 ff.) hinzuweisen, dass bei der Weintraube die Samenknospen etwas weiter wachsen, nachdem ein Pollenschlauch in sie eingedrungen ist, und zwar auch dann, wenn die Eizelle nicht befruchtet wird.

Strasburger die Weiterentwickelung des Fruchtknotens bei Orchis Morio und mascula durch Bestäubung mit dem Pollen von Fritillaria, einer Liliacee, anregen; Hildebrand bei Orchis mascula durch den Pollen einer anderen Orchidee, Cypripedium parviflorum; ferner bei Cypripedium Calceolus durch Pollen von Orchis mascula usw. Doch kam es in beiden Fällen bloss bis zur Ausbildung der Samenknospen und des Eiapparates; alsdann fielen die Früchte, ohne weiter zu wachsen, ab (vgl. auch Hofmeister 1868, S. 637). Auch in anderen Familien werden manchmal durch eine Bestäubung mit ganz fremdem, zur Befruchtung untauglichem Pollen, taube Früchte ausgebildet, die an Grösse den, normale Samen tragenden, Früchten nur wenig nachzustehen brauchen (vgl. dazu z. B. Gärtner 1844, S. 558 ff.; Darwin 1878, S. 452; Hildebrand 1896, S. 324 ff., dort einige Beispiele, die vielleicht hierher gehören; Massart 1902a, S. 90). Doch fehlen kritische Studien (vgl. ferner die interessanten Angaben Massarts 1902a über die Wirkung des Pollens auf den Fruchtknoten derselben Blüte bei Kürbissen).

Besonders interessant ist es nun, dass der Einfluss des eigenen oder des fremden Pollens in einigen Fällen durch andere Aussenreize ersetzt werden konnte. So berichtet Darwin (1878, S. 452) über eine Beobachtung von Smith, dass bei der Orchidee Bonatea speciosa die Weiterentwickelung des Fruchtknotens durch mechanische Reizung der Narbe hervorgerufen werden könne. Gärtner (1844, S. 580 ff.) beobachtete bei einigen Aquilegiearten ein Schwellen des Fruchtknotens nach Bestäubung der Narbe mit Sporen von Lycopodium clavatum. Doch sind diese letzteren Versuche nicht völlig beweiskräftig. Massart (1902a, S. 94) konnte bei Kürbissen durch Verwundung des Fruchtknotens sein Wachstum wenigstens etwas anregen. Treub (1883a) sah bei der Orchidee Liparis den Fruchtknoten anschwellen, die Plazenten und die Samenknospen sich durch einen Reiz ausbilden, der von Parasiten im Fruchtknoten, nämlich irgend welchen Larven (eines Gallinsektes?), ausging, ohne dass eine Bestäubung stattfand.

Alle die mitgeteilten Beobachtungen erlauben nun eine interessante Parallele zu ziehen zwischen dem Verhalten des unbestäubten Fruchtknotens und der unbefruchteten Eizelle: Bei beiden ist die Weiterentwickelung in der Regel an einen von aussen kommenden Reizanlass gebunden, und zwar meist an einen Anstoss durch den Pollen (vgl. z. B. Massart 1902a) oder die Spermatozoen derselben oder doch einer sehr nahe verwandten Art. In manchen Fällen ist aber sowohl bei den Fruchtknoten als auch bei den Eizellen das Gleichgewicht so labil, dass die Entwickelung auch durch andere Aussenreize (wie z. B. mechanische oder chemische) angeregt wird. Bei der Eizelle spricht man dann von künstlicher Parthenogenesis; bei dem Fruchtknoten könnte man von künstlicher Parthenokarpie (der Name stammt von Noll 1902a) reden. Schliesslich sind eine Reihe von Fällen bekannt, wo es zur Weiterentwickelung überhaupt keines äusseren Anstosses bedarf, so bei der natür-

lichen Parthenogenesis und bei der natürlichen Parthenokarpie, die dadurch charakterisiert ist, dass taube Früchte ohne jeden auf den Fruchtknoten ausgeübten Aussenreiz ausgebildet werden. (Zahlreiche Fälle bei Pflanzen aus den verschiedensten Familien findet man u. a. bei Gärtner 1844, S. 558 ff.; Hofmeister 1868, S. 637 ff.; Strasburger 1878, S. 664; vgl. auch Noll 1902a.) Man sagt von diesen Pflanzen wohl auch, sie hätten ein „Fruchtungsvermögen". Da man jetzt weiss, dass bei besonders empfindlichen Eizellen eine künstliche Parthenogenesis auf die allerverschiedenste Weise erzielt werden kann, so wäre es von grossem Interesse zu sehen, ob bei solchen Fruchtknoten, die besonders empfindlich („labil") sind, durch entsprechend verschiedene Mittel auch eine Parthenokarpie ausgelöst werden kann und ob etwa die Narben als hauptsächliche Perzeptionsorgane für die betreffenden äusseren Reizanlässe funktionieren.

In den wenigen, oben mitgeteilten Fällen, wo eine künstliche Parthenokarpie beobachtet wurde, so besonders bei Bonatea, bei der die Entwickelung des Fruchtknotens durch mechanische Reizung der Narbe ausgelöst wird, dürfte die Parthenokarpie jedenfalls nur durch eine Reiztransmission von der Narbe oder doch wenigstens vom Griffel nach dem Fruchtknoten verständlich werden. Wie sehr man sich aber gerade hier vor Verallgemeinerungen hüten muss, lassen am besten die Beobachtungen Massarts (1902a) ersehen, dass bei normal, aber mit wenig Pollenkörnern bestäubten Kürbissfruchtknoten die Anregung zur Weiterentwickelung im wesentlichen auf diejenigen Fruchtblätter beschränkt bleibt, deren Samenknospen befruchtet worden sind, nicht aber auf benachbarte Fruchtblätter übergreift[1]). Diese Tatsache weist auf die Möglichkeit hin, dass in vielen Fällen das Wachstum des Fruchtknotens doch durch die Befruchtung der Eizellen und durch die Entwickelung der Samen (eventuell infolge von Reizverkettung durch Innenreize) geweckt werden könnte. Dafür spricht auch die Beobachtung, dass nach der Entfernung der befruchteten Samenknospen vielfach die Fortbildung des Fruchtknotens eingestellt wird (Pfeffer 1904, S. 198). Eingehende Studien wären hier sehr erwünscht. Auch ist die Frage noch nicht entschieden worden, ob bei denjenigen Angiospermen, bei denen eine natürliche Parthenogenesis oder auch eine „Polyembryonie" ohne jede Bestäubung (Caelebogyne) eintritt, etwa die Weiterentwickelung der Fruchtknotenwandung die

[1]) Auch Müller-Thurgau (1898, S. 161 ff.) konnte zeigen, dass das Wachstum der Weintraubenbeere nicht allein durch den Pollenreiz, sondern auch durch einen „Wachstums"-reiz seitens der heranwachsenden Samen ausgelöst wird. Dies ist daraus zu ersehen, dass die tauben Beeren stets viel kleiner bleiben als diejenigen, die Samen einschliessen. Die Grösse der Beeren steht in direkter Abhängigkeit von der Zahl ausgebildeter Samen. Auch für die Intensität des Dickenwachstums, das nach der Befruchtung in den Stielen der Weinbeeren eintritt, konnte Müller-Thurgau (1898, S. 173) eine enge Beziehung zu der Anzahl der Samen in der Beere nachweisen. Je mehr „Kerne" die Beere umschliesst, um so dicker wird der Beerenstiel.

Parthenogenese der Eizelle oder die Ausbildung der Adventivkeime auslöst, oder ob umgekehrt die parthenogenetische Entwickelung der Eizellen oder die Bildung der Adventivkeime Anlässe zum weiteren Wachstume der Fruchtwandung sind. Bei Caelebogyne spricht manches für die erstere Möglichkeit: es besteht nämlich bei ihr auch ein Fruchtungsvermögen (eine Parthenokarpie) ohne die Ausbildung von Adventivembryonen (Strasburger 1878, S. 664). Eine künstliche Parthenogenesis durch künstlich ausgelöste Parthenokarpie ist aber bisher nicht gelungen[1]).

Schliesslich wäre hier noch einiger merkwürdiger Angaben zu gedenken, wonach bei Kreuzungen der fremden Pollen seinen Einfluss nicht nur auf den durch die Kreuzbefruchtung entstehenden Embryo, sondern auch auf den Fruchtknoten, also auf einen Teil der Mutter, auf dessen Narbe er gebracht wurde, ausüben soll. Solche Beobachtungen sind z. B. bei Darwin (1878, S. 445 ff.) und Tschermak (1902, S. 7 ff.) zusammengestellt. Es sollen dadurch Früchte entstehen, die sich durch einige Merkmale von den normalen Früchten der Mutterpflanze unterscheiden und eventuell Eigenschaften haben, die den Früchten der Vaterpflanze zukommen. Da auch hier kritische Studien völlig fehlen, so lässt sich nicht sagen, ob Reizleitungsvorgänge dabei im Spiele sind.

2. Bei Umstimmungen der tropistischen Eigenschaften von Pflanzenorganen durch Änderung der inneren Beziehungen zu anderen Organen.

a) Gelenkpflanzen.

Noch bestimmter als die vorstehenden dürften die in den weiteren Abschnitten mitzuteilenden Tatsachen auf Reizleitungsvorgänge hinweisen, die durch Innenreize, d. h. durch eine Änderung der Beziehungen zwischen den benachbarten Organen, bedingt werden. Als erstes Beispiel wähle ich eine „Gelenkpflanze", Tradescantia, weil an ihr die eingehendsten Untersuchungen über solche Korrelationen angestellt worden sind. Bei Tradescantia fluminensis und einigen anderen Arten, beliebten Ampelpflanzen, ist das Streckungswachstum in den Internodien auf ganz kurze Zonen oberhalb der Ursprungsstelle der Blätter, d. h. der Knoten, lokalisiert. Diese Zonen bezeichnet man als die Gelenke, weil die tropistischen Krümmungen auf sie beschränkt bleiben.

[1]) Wohl aber gibt es einige Pflanzen, bei denen durch die Bestäubung mit arteigenem Pollen die Bildung von „Adventivembryonen" aus vegativen Zellen der Samenknospe angeregt wird (Apogamie durch Bestäubung). Doch scheinen die Teilungsvorgänge in den betreffenden Zellen meist erst durch die Befruchtung der Eizelle ausgelöst zu werden (Strasburger 1878, S. 662 ff.; Tretjakow 1895; Hegelmaier 1897, S. 135; Ernst 1901, S. 62 ff.). Dagegen scheint bei Opuntia vulgaris schon das Eindringen des Pollenschlauches in die Samenknospe ohne Befruchtung der Eizelle zu genügen (Ganong 1898, S. 224 ff.).

Ein Spross einer solchen Pflanze wird demnach bei der geotropischen Reaktion nicht in einer kontinuierlichen Kurve, sondern in den Gelenken knieförmig gekrümmt.

Kohl (1894, S. 22 ff.; 1900, S. 5 ff.; siehe auch Barth 1894 und Miehe 1902, S. 534 ff.) beobachtete nun, dass die Stengelgelenke die Befähigung sich geotropisch zu krümmen, verlieren, wenn man den nächsthöheren Stengelknoten abschneidet. Er glaubte aus diesen und einigen anderen Versuchen schliessen zu können, dass bei diesen Gelenkpflanzen der geotropische Impuls immer vom höheren Knoten zum nächst unteren Gelenke geleitet werden müsse. Miehe (1902) hat diese Frage weiter verfolgt und gefunden, dass die Annahme Kohls nicht zutreffend ist. Die Aufhebung der geotropischen Krümmung in einem Gelenke nach Entfernung des nächst höheren Knotens beruht nicht in der Entfernung des geotropischen Perzeptionsorganes, auch nicht in der Verwundung, sondern in komplizierteren korrelativen Beziehungen zwischen den Gelenken und den Knoten. Es ist im wesentlichen die Aufhebung der normalen Innenbeziehungen, welche die Herabsetzung der geotropischen Reaktionsfähigkeit zur Folge hat.

Miehe gelang es, auch den Ort, von dem die massgebenden Innenbeziehungen ausgehen, genauer festzustellen. Es ist nicht der Knoten schlechthin, sondern vielmehr am Knoten die Achselknospe des Blattes, von der der Einfluss auf das nächst untere Gelenk ausgeht (Miehe 1902, S. 547 ff.). Nur wenn man bei der Operation diese Knospe entfernt, bleibt die Krümmung im Gelenke des angrenzenden unteren Internodium aus[1]). Aber nicht nur die Entfernung der Knospe hat diesen Erfolg (Miehe S. 555 ff.). Auch wenn man sie bis auf 0°—1° C abkühlt, sie in Wasserstoff oder Kohlensäure bringt oder ihr Wachstum durch Eingipsen hemmt, wird die geotropische Reaktionsfähigkeit des entsprechenden Gelenkes bedeutend herabgesetzt oder aufgehoben. Zur normalen Reaktionsbefähigung eines Gelenkes ist also nicht die Existenz der nächsthöheren Achselknospe, sondern ihre Tätigkeit vor allem notwendig. Dass diese Korrelation nicht allein auf Ernährungseinflüsse, etwa auf die Stockung des Nahrungsstromes zurückgeführt werden kann, dürfte schon aus der Tatsache hervorgehen, dass die Achselknospen vielfach ruhen, d. h. zunächst nicht namhaft wachsen. Es scheinen hier also irgendwelche sonstige Wechselbeziehungen im Spiele sein[2]), die vielleicht mit Reiztransmissionen im Zusammenhange stehen.

---

[1]) Doch hemmt auch die Entfernung der Blattspreite ein wenig die geotropische Krümmung des nächstunteren Gelenkes (Miehe 1902, S. 548 ff.).

[2]) Leider wurde nicht untersucht, wie sich ein Gelenk verhält, wenn man den Stengel intakt lässt und nur die nächst höhere Achselknospe entfernt. Alle Versuche Miehes wurden mit dekapitierten Stengeln ausgeführt.

b) Graskeimblätter.

Korrelationen ganz ähnlicher Art dürften weiter verbreitet sein. Hingewiesen sei auf die schon früher erwähnten (S. 38) eigenartigen Beziehungen zwischen der Spitze und der Basis der Graskeimblätter, die Rothert (1894) aufgedeckt hat: Die Empfindlichkeit der Basis konnte nur aufgehoben werden durch völlige Kontinuitätstrennung von Basis und Spitze, nicht aber durch andere, selbst viel schwerere Wunden. Es müssen sonach besondere korrelative Beziehungen zwischen Basis und Spitze durch den Schnitt gestört werden. Diese Beziehungen lassen sich wiederum nicht auf den Stofftransport allein zurückführen; denn die Entfernung der Kotyledonarspitze ist auch dann verhängnisvoll für den Basalteil, wenn die Spitze ihr Wachstum schon längst eingestellt hat.

c) Blüten- und Fruchtstiele[1]).

Auch zwischen den Teilen der Blüte oder der Frucht und dem Blüten- oder Fruchtstiele kommen, wie Vöchting (1882; siehe auch Scholtz 1892) gezeigt hat, bei manchen Pflanzen solche Korrelationen vor, so z. B. beim Mohn, Papaver, zwischen Fruchtknoten und Blütenstiel. Der untere Teil des Blütenstieles ist beim Mohn durch negativen Geotropismus senkrecht nach aufwärts gerichtet. Der obere Teil verhält sich verschieden, je nachdem die Blüte sich im Knospenstadium oder im Blühstadium befindet. Solange die Blüte nicht aufgeblüht ist, ist der oberste Teil des Stieles nämlich hakenförmig so gekrümmt, dass sich die Blütenknospe in einer senkrecht nach abwärts gerichteten Lage befindet. Ehe die Knospe sich öffnet, wird diese Krümmung des Stieles ausgeglichen, der ganze Stiel gerade gestreckt und dadurch die Öffnung der Blüte nach aufwärts gewendet. Die hakenförmige Krümmung kommt durch positiven Geotropismus des oberen Stielteiles zustande, nicht dagegen durch das Gewicht der Knospe. Die Ausgleichung der Krümmung geschieht dadurch, dass der obere Stielteil seinen positiven Geotropismus in negativen umwandelt.

Wodurch im normalen Entwickelungsgange der Anstoss zu dieser Umstimmung gegeben wird, ist noch nicht festgestellt worden. Aber soviel wissen wir durch Vöchting, dass dieselbe Umstimmung auch vorzeitig dadurch ausgelöst werden kann, dass man die jugendliche Blütenknospe abschneidet. Diese Umstimmung ist aber, wie es scheint (eingehendere Untersuchungen darüber fehlen), nicht schlechthin die Folge der Verwundung, sondern wird durch die Aufhebung der inneren Beziehungen bedingt, die zwischen Knospe und Knospenstiel bestehen. Doch sind es nach Vöchtings Beobachtungen nicht die Beziehungen zwischen der ganzen Knospe und dem Stiele, sondern nur die zwischen dem Fruchtknoten und dem

[1]) Vergleiche dazu auch die Angaben auf Seite 44 ff.

Stiele, deren Unterbrechung die Umstimmung zur Folge hat. Denn Stiele, an denen die sämtlichen Blütenteile bis auf den Fruchtknoten entfernt wurden, zeigten keine vorzeitige Geradestreckung, wohl aber jene, bei denen nur der Fruchtknoten entfernt wurde, nicht aber die übrigen Blütenteile. Ja nach Scholtz (1892, S. 383) ist es nicht einmal der ganze Fruchtknoten, sondern sind es nur die Samenanlagen in ihm, die für die korrelativen Beziehungen zum Stiele massgebend sind. Es knüpft sich an diese Beobachtung die ungelöste Frage an: Welcher Art sind die Beziehungen zwischen Fruchtknoten (Samenanlagen) und Blütenstiel, die es bewirken, dass der obere Stielteil zunächst positiv geotropisch ist, und deren Unterbrechung die Reaktionsbefähigung des Stieles umwandelt? Vöchting spricht an verschiedenen Stellen seiner Arbeit die Vermutung aus (z. B. 1882, S. 60, S. 127, S. 195), dass die positive Krümmung des oberen Stielteiles durch eine tropistische Reizleitung des Schwerkraftreizes vom Fruchtknoten aus in ähnlicher Weise ausgelöst werde, wie nach Darwin die geotropische Krümmung der Wurzel durch Perzeption in der Spitze bewirkt wird. Durch Versuche irgendwelcher Art erhärtet wurde diese Annahme bisher aber nicht. Auch wäre mit ihr das Problem keineswegs gelöst. Denn, falls die Beziehungen in der Tat durch eine Transmission des Schwerkraftreizes vom Fruchtknoten aus zustande kämen, so müsste vom Fruchtknoten nicht nur ein tropistischer, sondern auch ein diffuser Schwerkraftreiz ausgehen. Letzterer wäre notwendig, um die positive Stimmung der Stielspitze zu erhalten, ersterer um die Krümmungsreaktion auszulösen. Es ist aber sehr wohl möglich, dass die auf dem Zusammenhange von Fruchtknoten und Knospenstiel beruhende positive Reaktionsbefähigung des oberen Stielteiles durch ganz anders geartete korrelative Beziehungen zwischen Fruchtknoten und Stiel unterhalten wird, durch Beziehungen, die nicht in einem Aussenreize, sondern wie in den bisherigen Fällen in irgendwelchen Innenreizen ihren Anlass haben könnten.

Solche Beziehungen zwischen den Fruchtknoten und den Blütenstielen, durch deren Unterbrechung die tropistische Reaktionsbefähigung geändert wird, konnte Vöchting ausser bei Papaver auch bei Tussilago Farfara (S. 124 ff.), Erodium cicutarium (S. 171 ff.) und Geranium pyrenaicum (S. 172 ff.) feststellen [1]) (vgl. auch Scholtz 1892, S. 387).

d) Seitenorgane.

α) *Seitensprosse.*

In ähnlicher Weise kann bei vielen Bäumen durch Unterbrechung der Beziehungen zwischen dem Hauptspross und den Seitenzweigen die tropistische

[1]) Einen ähnlichen Einfluss wie der Fruchtknoten auf den Blütenstiel scheint nach Miehe (1902, S. 590) auch die Terminalknospe auf den überhängenden Apikalteil des Keimsprosses von Phaseolus multiflorus auszuüben. Der Spross streckt sich nach Dekapitation der Terminalknospe gerade.

Stimmung der Seitenzweige geändert werden. Bei den Koniferen, wie z. B. bei der Tanne oder Fichte, wächst bekanntlich der senkrechte Hauptstamm an seiner Spitze unbegrenzt weiter. An ihm entstehen zu gewissen Zeiten in Scheinquirlen Seitenzweige, die aber nicht senkrecht aufwärts, sondern in horizontaler Richtung wachsen. Sie sind nämlich nicht negativ, sondern transversal geotropisch. Schneidet man nun die Spitze des Hauptstammes ab, so richten sich nach einiger Zeit einer oder mehrere der horizontalen Seitenzweige des obersten Scheinquirles auf, stellen sich in die Richtung des Hauptstammes und setzen sein Wachstum fort (Kunze 1851, S. 145 ff.; C. Kraus 1878, S. 326, Sachs 1879, S. 280 ff.; Vöchting 1884, S. 32 ff.; Busse 1893, S. 144 ff.; französische Literatur bei Boirivant 1897, S. 343 ff.). Auch diese Bewegung beruht auf einer Umstimmung, und zwar der transversal geotropischen in die negativ geotropische Reaktionsbefähigung der Seitenzweige, die ausgelöst wird durch eine Störung des Systems, nämlich durch die Aufhebung des Zusammenhanges zwischen Hauptstamm und Seitenzweigen. Ebenso kann man sagen, dass der Transversalgeotropismus der Seitenäste im ungestörten Systeme durch die normalen Beziehungen zwischen Hauptstamm und Seitengliedern bewirkt wird.

Man hat auch hier wohl geglaubt, diese Beziehungen auf Ernährungseinflüsse zurückführen zu können, indem man meinte, die Seitenzweige seien nur deshalb transversal geotrop, weil sie weniger gut ernährt würden als der Hauptstamm. Dass diese Erklärung nicht ausreichend ist, darauf haben schon Sachs (1879, S. 280 ff.) und Noll (1900a, S. 407) ausdrücklich hingewiesen. Eine andere an die Stelle zu setzen, ist freilich zurzeit nicht möglich, da weitere Untersuchungen fehlen. Von grossem Interesse ist die Beobachtung Strasburgers (1901, S. 587 ff.; vgl. auch C. Kraus 1878, S. 326), dass sogar Seitenzweige, die in horizontaler Lage auf dekapitierte Tannen gepfropft werden, negativ geotrop werden und sich allmählich aufrichten. Leider fehlt der Gegenversuch, bei dem entsprechende Seitenzweige auf nicht entgipfelte Tannen gepfropft werden müssten. Solange man nicht weiss, wie sich solche Seitenzweige verhalten, lässt sich nicht beurteilen, ob die Umstimmung des aufgepfropften Seitenzweiges durch Einflüsse vom Hauptstamme aus eingeleitet wird oder ob sie nur deshalb erfolgt, weil der gepfropfte Seitenzweig von seinem Hauptstamme abgelöst wurde. Auch die interessante Beobachtung Strasburgers, das zwischen den Zellen des Pfropfreises und der Unterlage neue Plasmaverbindungen ausgebildet wurden, vertieft unsere Einsicht nicht. Immerhin ist es nicht gerade unwahrscheinlich, dass im normalen Systeme die Beziehungen zwischen Hauptstamm und Seitenzweigen, die in der geotropischen Reaktionsbefähigung zum Ausdrucke kommen, durch Reiztransmissionen von Innenreizen bedingt werden.

β) Nebenwurzeln.

In derselben Weise hängt nun auch die transversalgeotropische Reaktionsbefähigung der Seitenwurzeln von dem Zusammenhange mit der ungestörten Hauptwurzel ab. Wird die Hauptwurzel abgeschnitten, so können sich die untersten, jüngsten Seitenwurzeln aus der normalen, horizontalen Richtung nach abwärts krümmen und sich positiv geotropisch in die Wachstumsrichtung der Hauptwurzel einstellen (Sachs 1874, S. 622; Darwin 1881 S. 157 ff.; Vöchting 1884, S. 22; Boirivant 1897, S. 314 ff.; Noll 1900a, S. 388 ff.; Bruck 1904). Ähnliche Beziehungen bestehen auch zwischen Seitenwurzeln niederer und höherer Ordnung; ferner bei manchen Pflanzen (z. B. Circaea, Sparganium, Sagittaria, der Kartoffel u. a.) zwischen dem negativ geotropischen Luftsprosse und unterirdischen, transversal geotropischen Rhizomsprossen (C. Kraus 1878; 1880, S. 76; Elfving 1880, S. 492; Goebel 1880, S. 814 ff.; Sachs 1880, S. 477; Stahl 1884, S. 392; Vöchting 1895, S. 94 ff.): nach Dekapitation des Luftsprosses wandelt sich einer der Erdsprosse in einen negativ geotropischen Luftspross um. Schliesslich kommen derartige Korrelationen auch in der Blütenregion zwischen den Blütenstielen und der Infloreszenzachse vor (vgl. Noll 1885, S. 337, S. 346 ff.; Meissner 1894, S. 12 ff.).

Aber nicht nur zwischen den Seitengliedern und den relativen Hauptgliedern bestehen solche Beziehungen. Sie müssen auch zwischen den Seitengliedern gleicher Ordnung untereinander ausgebildet sein. Dies ergibt sich z. B. aus der Tatsache, dass nach Dekapitation eines Tannenstammes nur die obersten Seitenzweige, aber nicht die übrigen, sich aufrichten (vgl. dazu auch Goebel 1880, S. 820).

In allen diesen Fällen wissen wir leider nichts Sicheres darüber, wie weit Transmissionen von Innenreizen an den Korrelationen beteiligt sind. Nur darauf sei hingewiesen, dass bei manchen von ihnen für die Umstimmung der Seitenzweige nicht die Entfernung des Hauptsprosses nötig ist: es genügt, um diese Reaktion auszulösen, wenn man die Funktionen des Hauptsprosses unterbindet, z. B. indem man das Wachstum des Sprosses durch Eingipsen unmöglich macht (für Wurzeln vgl. z. B. Darwin 1881, S. 157 ff.; Bruck 1904).

γ) Blätter.

Beobachtungen von De Vries (1872, S. 272 ff.) zeigen, dass entsprechende Korrelationen auch zwischen den Blättern und dem Muttersprosse bestehen können. Bei einer Anzahl von Pflanzen werden die Blattflächen durch nachträgliche Torsionen der Internodien sämtlich in eine Ebene gebracht. Diese Torsionen scheinen von der Schwere- und von der Lichtrichtung abzuhängen. Es sind Reaktionen, die den geotropischen und phototropischen Krümmungen

direkt an die Seite gestellt werden können. Als De Vries an horizontalen Zweigen von Philadelphus hirsutus, Deutzia crenata und Rhodotypus Kerrioides, an denen die Blätter paarig in alternierenden Wirteln (dekussiert) angeordnet sind, die zu einem Paare gehörenden jungen, eben aus der Knospe hervortretenden Blätter entfernte, blieb diese Stengeltorsion aus. Sie blieb aber auch nach Entfernung des einen, und zwar des oberen Blattes des Paares aus, erfolgte dagegen in fast ungeschwächtem Masse, als nur das untere Blatt weggenommen wurde. Durch entsprechende Torsionen werden die Blätter oft auch an invers horizontal gelegten Zweigen in die normale Stellung zurückgebracht. An invers horizontal fixierten Zweigen von Ulmus campestris, Celtis australis, Rhodotypus Kerrioides u. a. trat diese Torsion aber nicht mehr ein, als De Vries die Blätter abschnitt. Die Zweige krümmten sich nun nach aufwärts.

Welcher Art die Korrelationen in diesen Fällen sind, lässt sich zunächst nicht übersehen; ebensowenig, ob die Leitung eines Aussenreizes dabei von Bedeutung ist.

δ) Exotropie.

In diesem Zusammenhange muss noch einer besonderen Beziehung gedacht werden, die zwischen Haupt- und Seitengliedern bestehen und den sog. Exotropismus bedingen soll. Bekanntlich wird die Form einer Pflanze, ihr Habitus, besonders durch die Stellungs- und Richtungsverhältnisse ihrer Organe zueinander bestimmt. Diese Richtungsverhältnisse beruhen unter normalen Bedingungen besonders auf der verschiedenen tropistischen Reaktionsbefähigung der einzelnen Organe gegenüber dem Lichte und der Schwerkraft. Sie kommen aber auch dann zum Ausdrucke, wenn man die Pflanze der einseitigen Wirkung dieser Kräfte entzieht. Noll (z. B. 1885, 1894, 1900, 1900a) glaubt nun aus einigen Versuchen schliessen zu können, dass für die Wuchsrichtung der Seitenglieder im Verhältnisse zum Muttersprosse ein ganz besonderer, von diesem Muttersprosse aus zugeleiteter Impuls von Bedeutung sei. Dieser Einfluss soll es z. B. veranlassen, dass eine Nebenwurzel, die senkrecht von der Hauptwurzel wegwächst, ihre Spitze, nachdem sie aus dieser normalen Wuchsrichtung seitlich abgelenkt worden ist, durch eine Gegenkrümmung in der Wachstumszone wieder in die normale Wuchsrichtung einstellt (vergl. Noll 1894, S. 129; 1900; 1900a, S. 403). Czapek (1895a, S. 1197ff.) konnte diese Angaben freilich nicht bestätigen.

Derselbe Einfluss soll es nach Noll (1885, S. 201 ff.; 1892, S. 276) bedingen, dass Blüten, die ihre Öffnung bei normaler Stellung nach aussen (von der Mutterachse der Infloreszenz hinweg) kehren, durch Krümmungen oder Torsionen des Stieles in diese Stellung zurückstreben, wenn durch irgendwelche Einflüsse ihre Apertur eine andere Richtung gegenüber der Mutterachse erhalten hat. Ähnliches soll auch für Blätter gelten (Noll 1885, S. 354 ff; 1892).

Diese Befähigung der Pflanzenorgane, ihre normale Richtung gegenüber dem Muttersprosse immer wieder anzunehmen, bezeichnet Noll als Aussenwendigkeit oder Exotropie. Die Richtung dieser exotropen Bewegung wird nach ihm durch eine Reiztransmission bestimmt, die von der Mutterachse ausgeht. Schwendener und Krabbe (1892, S. 294 ff., S. 304 ff.) haben nun aber gezeigt, dass diese Krümmungen und Torsionen der Blütenstiele auch ohne Annahme einer solchen Exotropie erklärt werden können. Wenn auch Noll (1892) und Meissner (1894, S. 1 ff.) versucht haben, die Einwände dieser Forscher zu entkräften, so scheint mir doch die Frage nach dem Vorhandensein der Exotropie noch weiterer eingehenderer Untersuchungen sehr bedürftig zu sein.

3. Bei Auslösung formativer Vorgänge.

a) „Morphästhesie".

Ebenso wie sich die Teile der Pflanzen gegenseitig in ihren tropistischen Eigenschaften und Reaktionen durch Innenbeziehungen auf mannigfaltigste Weise beeinflussen, so machen sich auch bei formativen Vorgängen vielfach Korrelationen geltend, die durch Innenreize bedingt werden. Wenn man mit Noll der Ansicht zuneigt, dass die Exotropie aus dem „Formgefühl", der „Morphästhesie" des Pflanzenorganismus hervorgeht[1]), so lassen sich an dieser Erscheinung einige formative Prozesse direkt anschliessen, die ebenfalls Folge der Morphästhesie sein könnten und die, falls diese Annahme richtig ist, auf besondere Reiztransmissionen hinweisen würden. Wenn z. B. Wurzeln an gekrümmten Organen hauptsächlich an der konvexen Seite entstehen (Noll 1900a, S. 390 ff.; für Seitenzweige von Mycelien, Moosprotonemen Noll 1900a, S. 411 ff.; für Seitenzweige an Sprossen Vöchting 1884, S. 45 ff.), so dürfte bei der Auslösung dieses Erfolges wohl sicher eine Wechselbeziehung zwischen der konvexen und der konkaven Seite in Betracht kommen. Eine solche dürfte auch nötig sein, um zu veranlassen, dass das sog. „Stemmorgan" der Kürbisskeimlinge, welches dazu dient, die Kotyledonen aus der Samenschale herauszuziehen, stets auf der konkaven Seite des Hypokotyls gebildet wird (Noll 1902, S. 157 ff.). Ob diese einseitige Reaktionsbefähigung auch noch in einiger Entfernung von der gekrümmten Stelle vorhanden, also eine Reiztransmission von den gekrümmten auf die gerade gebliebenen Teile ausgebildet ist, lässt sich aus den vorliegenden Arbeiten nicht ersehen.

Auch wissen wir nicht, ob der Eigenwinkel der Seitenorgane (d. h. der Winkel, den sie mit der Mutterachse bilden), der am reinsten hervortritt,

[1]) womit eine kausale Einsicht nicht angebahnt ist (vergl. auch. Klebs 1903, S. 94 ff.).

wenn man die Pflanze der einseitigen Licht- und Schwerewirkung entzieht, durch einen auf der Morphästhesie beruhenden Einfluss, durch eine Reiztransmission, die von der Mutterachse ausgeht, ausgebildet und erhalten wird. Weiterer Untersuchungen bedarf ferner die Frage, ob die von Wiesner als Exotrophie[1]) bezeichnete Erscheinung (Literatur vgl. bei Noll 1900a, S. 404), die darin besteht, dass die, eine Pflanzenform nach aussen begrenzenden Organe manchmal eine auffallende Wachstumsförderung zeigen (vgl. z. B. die Randblüten in den Dolden von Umbelliferen, in den Körbchen der Dipsaceen und Compositen), durch Reizleitungsvorgänge bedingt wird. Durch Ernährungseinflüsse allein dürfte sich die Exotrophie kaum erklären lassen. Einer Lösung sieht auch noch ein Problem von allgemeinster Bedeutung entgegen, nämlich durch welche Innenbedingungen die so auffällige Symmetrie des Organismus bewirkt wird, wodurch es z. B. veranlasst wird, dass bei bilateralen Organen (den Blättern, den zygomorphen Blüten) die linke und die rechte Hälfte nach Form und Dimensionen einander spiegelbildlich gleich werden.

b) Polarität (Verticibasalität).

Sehr auffällige Korrelationen zwischen den Seitenorganen und dem Mutterspross sowie zwischen den Seitenorganen untereinander konnten auch von Vöchting (siehe namentlich 1878, 1884) für das Austreiben der angelegten Knospen und Wurzelanlagen und für den Entstehungsort von Adventivwurzeln und -sprossen festgestellt werden. Sie geben sich dadurch kund, dass z. B. an einem Sprossstecklinge, der der einseitigen Licht- und Schwerewirkung entzogen ist, Wurzeln nur oder vorzugsweise an der organischen Basis gebildet werden, umgekehrt die Sprosse vorzugsweise an der organischen Spitze austreiben. Bei Wurzelstecklingen entstehen die Wurzeln besonders am apikalen, die Sprosse am basalen Ende. Diese fast ausnahmslose Gesetzmässigkeit wurde von Vöchting Polarität, von Pfeffer Verticibasalität genannt[2]). Wenn auch die meisten Forscher darin übereinstimmen, dass die Erscheinungen der Polarität durch die Richtung des Nahrungsstoffstromes nicht erklärt werden können, so ist man doch von einer kausalen Einsicht noch weit entfernt. Die Möglichkeit, dass Reizleitungsvorgänge irgendwelcher Art die Reaktion vermitteln, darf zunächst nicht ausser acht gelassen werden[3]).

---

[1]) Nicht zu verwechseln mit der Exotropie.

[2]) Über Polarität an Blättern vergl. Vöchting 1878, S. 92 ff.; bei Lebermoosen Vöchting 1885; über Polarität siehe ferner z. B. Vöchting 1887, S. 14, 23; Goebel 1902, S. 488 ff.; Klebs 1903, S. 110 ff.; über Polarität der Zellen Vöchting (1892). Die Polarität spricht sich an Stecklingen übrigens auch in der an beiden Enden ungleichmässigen Ausbildung des Kallus aus; vergl. dazu Küster 1903, S. 169 ff.; dort auch die weitere Literatur.

[3]) Wie weit bei anderen Korrelationen zwischen Seitenorganen: Blättern und Knospen, Knospen, Sprossen und Blättern untereinander Reiztransmissionen in Betracht kommen

Das gilt auch für eine weitere Beobachtung Vöchtings (1900, S. 98 ff.), dass bei Oxalis crassicaulis an Stecklingen Wurzeln nur dann gebildet werden, wenn der obere Teil des Stecklings beleuchtet ist.

c) Andere Regenerationsvorgänge.

Schliesslich wäre hier noch eines weiteren, sehr interessanten Regenerationsvorganges zu gedenken, für den es ganz besonders wahrscheinlich ist, dass ausser Ernährungseinflüssen noch andere, bis jetzt nicht näher präzisierbare Einflüsse an der Auslösung beteiligt sind. Es ist dies die von Hildebrand entdeckte, von Goebel 1902, S. 435 ff. und besonders H. Winkler (1902) näher untersuchte Regeneration der Keimblattspreite bei dem Alpenveilchen (Cyclamen persicum). Wenn man an dem Keimlinge dieser Pflanze die Spreite des Primärblattes abschneidet, so werden wenige (1—2) Millimeter unterhalb der Wundstelle aus den Flügeln des Blattstieles neue Spreiten (event. mit Stiel) regeneriert. Es ist nicht der Wundreiz, der diesen Erfolg zeitigt. Die Regeneration der Spreite tritt nämlich am Stiele auch dann ein, wenn man die alte Spreite nicht abschneidet, sondern durch Eingipsen oder Überziehen mit Schellack oder Kollodium an der Ausübung ihrer Funktionen hindert (Winkler 1902, S. 86 ff.). Aus diesen Beobachtungen geht offensichtlich hervor, dass hier die Störungen der Innenbeziehungen zwischen Stiel und Spreite durch Aufhebung der Blattfunktionen massgebend für die Auslösung der Regeneration sind. Man vermag sich nicht vorzustellen, wie hier Ernährungseinflüsse in erster Linie bedeutungsvoll sein sollten. Weit näher liegt es, an komplizierte Reizverkettung des Innengetriebes zu denken. Es ist möglich, dass gerade dieses Objekt geeignet wäre, die Fragestellung in dieser Richtung weiter einzuengen.

Ganz ähnliche Innenbeziehungen und Störungen von solchen, bei denen Reiztransmissionen und nicht nur Ernährungseinflüsse im Spiele sein dürften, sind zweifellos auch bei vielen sonstigen Regenerationserscheinungen: bei der

---

könnten, entzieht sich vorläufig jeder Beurteilung. Solche Korrelationen sind in grosser Zahl bekannt. Hier einige Beispiele: Durch Entblätterung oder Entgipfelung eines Sprosses werden die für das nächste Jahr bestimmten Knospen veranlasst auszutreiben; die Blattanlagen, die normalerweise zu Knospenschuppen geworden wären, wachsen zu Laubblättern aus (Goebel 1880, S. 803 ff.; weitere Literatur siehe bei Pfeffer 1904, S. 196). Ähnliche Korrelationen bestehen auch zwischen den Blättern ein- und desselben Sprosses (Goebel 1880, S. 811 ff.). Über Korrelationen zwischen Sporangienausbildung und Sporangienstand bei Selaginella vergl. Goebel 1880, S. 821; über Korrelationen bei habitueller Anisophyllie Goebel 1880, S. 839. Wenn man die Stengelspitze eingipst, so treiben die Seitenknospen aus, jedoch langsamer als nach Dekapitation (Hering 1896, S. 156). Ebenso wird das Hervorbrechen und das Wachstum der Nebenwurzeln beschleunigt, wenn man die Spitze der Hauptwurzel eingipst oder das Dickenwachstum der Wurzel hemmt. Bei diesen Korrelationen könnten vielleicht Ernährungseinflüsse beteiligt sein. Jedoch scheinen nach Jost (1891, S. 545) Ernährungseinflüsse nicht die Ursache dafür zu sein, dass die Knospen unserer Bäume sich normalerweise erst im Jahre nach ihrer Anlage entfalten. Weitere Korrelationen zwischen Seitenorganen findet man z. B. bei Vöchting 1884 mitgeteilt.

Bestimmung des Ortes und der Beschaffenheit des Regenerates sowie überhaupt bei allen Eingriffen in den Organismus, durch welche seine formative Tätigkeit quantitativ oder qualitativ in abnorme Bahnen gelenkt wird, wesentlich beteiligt (vgl. z. B. auch Němec 1905, S. 119)[1]). Es hätte jedoch keinen Zweck, auf die vorliegenden Tatsachen näher einzugehen, da ihre kausale Erklärung noch zu wenig vorangeschritten ist. Nur darauf möchte ich hier hinweisen, dass meiner Meinung nach eine kausale Analyse der Entwickelungsvorgänge — der normalen sowohl wie der anormalen — überhaupt nur dann Aussicht auf Erfolg haben kann, wenn die mannigfaltigen, vielfach auf Reizverkettungen beruhenden Wechselbeziehungen näher verfolgt werden, die zwischen den Organen des ganzen einheitlichen Organsystemes lediglich durch die Innenbedingungen, durch die Anlage, Ausbildung und Tätigkeit seiner Glieder, zustande kommen.

d) Innere Ausbildung der Organe.

Dass solche Wechselbeziehungen nicht nur für die äussere Ausgestaltung, sondern auch für die innere histologische Differenzierung bedeutungsvoll sind, dafür hat Jost (1891, S. 509 ff.; 1893, S. 89 ff.) ein interessantes Beispiel kennen gelehrt. Er zeigte, dass zwischen dem Blatte und den zu dem Blatte gehörigen Gefässbündeln besondere Korrelationen bestehen. Schneidet man nämlich an einem jugendlichen, im Dunkeln erwachsenen Keimstengel, z B. von Phaseolus multiflorus, ehe die Gewebe ausgebildet sind, ein Blatt ab, so werden die sämtlichen zu dem Blatte gehörenden Gefässbündel im Stengel nicht normal ausgebildet. Sie bleiben dauernd gegenüber den anderen in ihrer Ausbildung zurück. Derselbe Erfolg tritt aber auch dann ein, wenn man das Blatt an der Pflanze lässt und nur die Gefässbündel durchschneidet. Interessanterweise aber erfolgt die Ausbildung der Bündel oberhalb des Schnittes bis zum Blatte hin ganz normal und zwar auch dann, wenn man den Stengelteil, der das Gefässbündel enthält, durch einen Längsschnitt vom übrigen Gewebe des Stengels trennt; nur unterhalb des Schnittes macht sich die Entwickelungshemmung bemerkbar. Aus diesen Versuchen geht offensichtlich hervor, dass die Hemmung der Ausbildung nicht durch die Funktionsstörung des Gefässbündels: durch die Aufhebung des Nahrungs- und Wasserstromes durch das Bündel zum und vom Blatte, ausgelöst wird (Jost 1891, S. 542), sondern dass es sich um kompliziertere Beziehungen, eventuell auch um besondere Reizverkettungen (Jost 1891, S. 544) handelt.

---

[1]) Selbstverständlich weisen gerade alle durch solche Eingriffe in das System des Organismus hervorgerufenen Störungen, welche eigenartige Reaktionsvorgänge, wie z. B. Regenerationen, auslösen, auf die normalen ungestörten Innenbeziehungen hin, durch welche die formative Tätigkeit des normalen ungestörten Organismus gelenkt wird. Solche Störungen sind meist das einzige Mittel, mit dessen Hilfe sich die normalen Innenbeziehungen erschliessen lassen.

Besondere Beziehungen zu den Blättern scheinen auch die Tätigkeit des Kambiums zu regulieren, durch die bekanntlich das sekundäre Dickenwachstum unserer Bäume bewirkt wird. Damit die Zellteilungen im Kambium stattfinden, muss nämlich das Kambium nach Jost (1891, S. 589 ff. und 1893, S. 90) in ununterbrochener Verbindung mit höher am Stengel entspringenden Organen (Blättern) sein, die in Entwickelung begriffen sind.

Ohne Wechselbeziehungen besonderer Art dürften ferner die Ausbildung der Verwachsungsgewebe bei Verwachsung von Pfropfreis und Unterlage und die Neubildungen im Reis und in den Geweben der Unterlage, durch die z. B. die Gefässbündel des Reises an die der Unterlage angeschlossen werden, nicht erklärt werden können. Welche Vorgänge es bewirken, dass die Tüpfel benachbarter Zellen stets aufs genaueste korrespondierend ausgebildet werden, sowohl im normalen Gewebe, wie auch zwischen den Zellen des Pfropfreises und der Unterlage (Vöchting 1892, S. 119 u. S. 126) und wenn Thyllenzellen aufeinanderstossen (vgl. Molisch 1888, S. 10 u. 14; dort auch die weitere Literatur), ist bis jetzt ebensowenig aufgeklärt, wie die Frage, wie die Pflanze es fertig bringt, in nachträglich verwachsenden Zellwänden korrespondierende Plasmaverbindungen auszubilden (Strasburger 1901, S. 583 ff.).

4. Bei Wachstumskorrelationen.

Eine weitere wichtige Gruppe von Wechselbeziehungen, die allein durch die Innenbedingungen zustande kommen und bei denen Reiztransmissionen beteiligt sein dürften, geben sich durch Beeinflussungen der Wachstumsintensität wachsender Pflanzenteile kund. Schon an anderer Stelle (S. 38 ff.) wurde von den interessanten Einflüssen gesprochen, welche das Trauma oft weit von der Wundstelle ausübt. Es ist bei den Erfolgen, die dort angeführt wurden, nicht immer leicht, zu entscheiden, ob sie direkt in dem Wundreize als solchem oder in den durch die Wunde gestörten wichtigen Beziehungen zwischen den Organen ihren Anlass finden. Dass wirklich vielfach nicht der Wundreiz das auslösende Moment ist, konnte an verschiedenen Beispielen gezeigt werden. Das dürfte auch für viele jener Fälle gelten (vgl. S. 38 ff.), bei denen durch das Trauma die Wachstumsintensität anderer Organe oder desselben Pflanzenteiles vorübergehend verlangsamt oder beschleunigt wird. In der Tat lassen sich ganz ähnliche Erfolge auch durch anderweitige Störungen der normalen Wechselbeziehungen erreichen, die zwischen den Pflanzenteilen bestehen. So beobachtete z. B. F. Hering (1896, S. 157 ff.), dass infolge Eingipsens eines Stengelteiles und dadurch behinderter Wachstumstätigkeit in die Länge und Dicke auch die nicht eingegipsten Teile eine Wachstumshemmung erfahren[1]). Ferner tritt bei Keimpflanzen nach Eingipsung des Sprosses oder

[1]) Bleibt diese Verlangsamung auf die Zonen desselben Internodiums, von dem ein Stück eingegipst wurde, beschränkt, oder greift sie auch auf andere Internodien und auf die Blätter über? Darüber finde ich bei Hering keine klaren Angaben.

der Wurzel eine Wachstumsverlangsamung an den nicht eingegipsten Teilen des Systemes (im ersteren Falle an der Wurzel, im letzteren am Sprosse) ein, für die nicht der Sauerstoffmangel der eingegipsten Teile verantwortlich gemacht werden kann (Hering 1896, S. 139 ff.). Gipst man ein Stück der Wurzel ein, das sein Längenwachstum schon abgeschlossen hat und an dem normalerweise Nebenwurzeln hervorwachsen, so wird das Wachstum der Wurzelspitze verlangsamt; dagegen wird oberhalb des Gipsverbandes das Wachstum der Nebenwurzeln dermassen beschleunigt, dass sie bald an Länge der Hauptwurzel gleichkommen (S. 149 ff.). Aus allen diesen Versuchen wird man schliessen können, dass für den Einfluss eines Organes auf ein anderes weniger sein Vorhandensein als seine Funktion von Bedeutung ist: Wird die normale Funktion gestört, so genügt dieser Eingriff, um auch die normalen Wechselbeziehungen zu anderen Organen zu stören. Über ähnliche Versuche, bei denen der Erfolg durch Entfernung von Organen erzielt wurde, hat z. B. auch Kny (1894, 1901) sowie Townsend (1897) berichtet.

Eine solche korrelative Beeinflussung der Wachstumsintensität kann auch durch andere Einflüsse zustande kommen. Sehr interessant und merkwürdig sind z. B. die Beziehungen, die bei manchen Wasserpflanzen zwischen der Fläche und dem Stiele des Blattes bestehen. Ranunculus sceleratus und Hydrocharis Morsus Ranae u. a. verlängern den Stiel so lange, bis die Blattfläche die Oberfläche des Wassers erreicht hat. Die Lamina muss es irgendwie empfinden, ob die Oberseite mit Wasser benetzt ist oder nicht (vgl. Frank 1872a, S. 32 ff.; Karsten 1888, S. 565 ff.). Von der Blattfläche dürfte also ein Reiz nach der Wachstumszone des Stieles geleitet werden; doch ist noch völlig unentschieden, ob ein Aussenreiz oder ein Innenreiz die Reiztransmission veranlasst. Ähnliche Verhältnisse scheinen für andere Wasserpflanzen Gültigkeit zu haben (vgl. Massart 1894, S. 43 ff.; Goebel 1891, S. 283 ff., S. 325 ff.). Es wäre denkbar, dass auch bei Landpflanzen ähnliche Beziehungen zwischen den unterirdischen und den oberirdischen Teilen vorhanden sind (vgl. Frank 1872a, S. 72 ff.).

Korrelationen bestehen vielfach auch zwischen der Sprossspitze und der Sprossbasis (vgl. dazu auch die Ausführungen auf S. 38). G. Hering (1904) zeigte, dass Pflanzenteile, die normalerweise senkrecht aufwärts (orthotrop oder parallelotrop gegenüber der Schwererichtung) wachsen, nach Inversstellung (wenn man sie „auf den Kopf stellt") eine Wachstumshemmung erfahren, dass umgekehrt aber das Wachstum gegenüber der Norm beschleunigt wird, wenn man sie nach einiger Zeit in die Normalstellung zurückbringt. Gibt man nun nach Inversstellung z. B. der Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus oder von Ricinus allein der Sprossspitze Gelegenheit durch geotropische Krümmung in die Normallage zurückzukehren, so wird nicht nur in diesem Spitzenteil nach der Rückkehr in die Normallage das Wachstum wesentlich beschleunigt, sondern seltsamerweise auch in dem invers gehaltenen Basal-

teile. Dies ist nur dadurch möglich, dass der Basalteil „empfindet", welche Lage die Spitze einnimmt. Ferner tritt in dem Basalteile nach der Inversstellung die Wachstumshemmung nicht ein, wenn vor dem Beginne des Versuches schon durch eine entsprechende Biegung des Spitzenteiles dafür gesorgt wurde, dass die Keimlingsspitze normal orientiert blieb[1]) (Hering 1904, S. 536 ff.).

Wie bei vielen der anderen mitgeteilten Korrelationen, die durch Innenbedingungen bewirkt werden, so dürften auch diese Beziehungen, die sich in einer Störung oder auch in einer Unterhaltung des normalen Wachstums äussern, nur verständlich werden, wenn man Reizleitungsvorgänge in Betracht zieht. Überall muss bei diesen Korrelationen die nächste Aufgabe die sein, die Anlässe, durch welche die korrelativen Auslösungen bewirkt werden, näher zu präzisieren. Erst dann wird es möglich sein, ein sicheres Urteil über die Beteiligung vor Reiztransmissionen und über das Wesen der duktorischen Vorgänge abzugeben.

5. Korrelationen zwischen den Teilen der Zelle.

Ohne die Annahme solcher Reizverkettungen bleiben nicht nur viele Korrelationen zwischen verschiedenen Organen unverständlich, sondern ebenso die Beziehungen der Organteile zueinander bis herab zu deren Elementen, den Zellen. Und auch in diesen selbst sind Reizleitungen der mannigfaltigsten Art in kleinstem Raume am harmonischen Zusammenarbeiten aller Teile sicherlich beteiligt. Besonderes Interesse ist von je her denjenigen Wechselbeziehungen in der Zelle entgegengebracht worden, die zwischen dem Zellkerne und den übrigen Zellbestandteilen bestehen. Gerade diese Korrelationen boten der Forschung verhältnismässig geringe Schwierigkeiten dar. Auf tierphysiologischem und zoologischem (vgl. z. B. die Arbeiten Grubers, Nussbaums, Balbianis, Korschelts, Verworns u. a. [Literatur bei Verworn 1892]) wie auch auf botanischem Gebiete ist viel und oft über diese Fragen gearbeitet worden, so dass sich nun ein gewisses Urteil darüber gewinnen lässt, welche Zellfunktionen ohne den Zellkern und welche nur bei seiner Gegenwart möglich sind. Wenn auch nur das dauernde Zusammensein von Plasma und Kern eine stetige Lebenstätigkeit verbürgt, so wissen wir doch durch die bisherigen Forschungen, dass eine grosse Anzahl sehr wichtiger Lebensprozesse im Plasma auch ohne den Kern lange Zeit fortbestehen kann. Der Kern darf also nicht als das zur Lenkung des Lebensgetriebes in der Zelle unbedingt notwendige Zentralorgan angesehen werden (vgl. Klebs 1887, S. 161 ff.). So können z. B. kernlose Teilstücke der Zelle (Klebs 1887, 1888) noch wochenlang am Leben bleiben[2]), sich bewegen

[1]) Die Versuche scheinen mir freilich nicht völlig einwandfrei zu sein.

[2]) Kernlose Protoplasten von Konjugaten blieben 6 Wochen am Leben (Klebs 1888,

(Pfeffer 1890, S. 279; Hauptfleisch 1892, S. 215)[1]), event. Pseudopodien bilden (Verworn 1892), in den Chlorophyllkörnern am Lichte den Kohlenstoff der Luftkohlensäure assimilieren (siehe dazu auch Haberlandt 1887, S. 117), Stärke bilden, die gebildete Stärke wieder auflösen und atmen (Klebs 1888, Gerassimoff 1890, S. 548 ff.; Verworn 1892, S. 71; 1904, S. 563 ff.; vgl. auch die Arbeit von Prowazek 1903). Der Kern kann also nicht, wie Loeb (1899) es wollte, das Oxydationsorgan der Zelle sein. Kernlose Plasmastücke bleiben ferner reizbar, führen Reizbewegungen aus, nehmen Nahrung auf und können kleinere Nahrungsballen auch verdauen (Hofer 1890, S. 162 ff.; Verdauung beobachtete nicht Verworn 1892, S. 30). Sie vermögen weiter eventuell zu wachsen[2]), in Bildung begriffene Zellorgane fertig auszugestalten (Gruber 1886, S. 14 ff.), (bei Amoeba proteus) neue pulsierende Vakuolen zu bilden (Gruber 1886, Hofer 1890, S. 171 ff.), schliesslich (bei Amöben) auch das zur Vorwärtsbewegung auf dem Substrate nötige Sekret auszuscheiden.

Dagegen fehlt solchen Plasmabrocken die Fähigkeit sich zu teilen, zu regenerieren und vor allem neue Zellhaut zu bilden (Klebs 1888, gegenteilige Behauptungen von Palla 1889, S. 330 ff.; 1890, S. 316 ff. und Acqua 1891, S. 24 wurden von Townsend 1897a widerlegt; vgl. auch Clark 1892)[3]). Wenn man einen Plasmakörper einer Pflanzenzelle plasmolysiert, so zieht er sich bekanntlich von der Zellmembran zurück. Nach einiger Zeit bildet er an seiner Peripherie eine neue Zellwand aus Zellulose, aber nur dann, wenn sich in dem Plasma ein Kern befindet oder wenn ein kernfreier Plasmaballen des bei der Plasmolyse oft in mehrere Teile zerfallenden Protoplasten mit einem kernhaltigen Teile durch ein, auch noch so feines und langes Plasmafädchen in Verbindung bleibt (Townsend 1897a, S. 487 ff.). Die Zellwandbildung erfolgt auch dann, wenn das kernfreie Stück durch die Zellmembran mittelst eines Plasmafädchens mit der kernhaltigen Nachbarzelle verbunden ist. Stets ist lebende Kontinuität zwischen kernlosem und kernhaltigem Plasma Erfordernis. Berühren sich beide Teile bloss innig, so kommt es nicht zur Ausbildung einer Zellmembran um den kernfreien Ballen (Pfeffer 1896a, S. 508; Townsend 1897a, S. 495).

Gerassimoff z. B. 1892), desgleichen solche von Moosen (Klebs 1888, S. 555 ff.). Dagegen gehen kernlose Teilstücke von Siphoneen schnell zugrunde (vergl. z. B. Schmitz 1879, S. 305; Haberlandt 1887, S. 83). Vergl. auch Townsend 1897, S. 505.

[1]) Auch isolierte Geisseln und Cilien können noch eine zeitlang weiter schlagen (siehe Literatur bei Kolkwitz 1897, S. 185 und bei Pütter, A., Die Flimmerbewegung, in den „Ergebnissen der Physiologie" 2, 2. Abtlg. 1903. S. 40.

[2]) So bei Actinophrys nach Gruber (1886). Nach Klebs 1888, S. 554 ff. wachsen kernlose Plasmateile der untersuchten Pflanzenzellen nicht.

[3]) Die Angaben über das Wachstum von Zellulosemembranen in kernfreien Zellen (vergl. Gerassimoff z. B. 1892 und Acqua 1891) erscheinen recht wenig begründet. Siehe dazu auch Haberlandt 1889, S. 190 ff.

Bei lebender Kontinuität durch Plasmafäden konnte Townsend noch bis zu 3,7 mm Entfernung vom Kerne Zellwandbildung beobachten (S. 502)[1]. Man könnte meinen, der Einfluss des Kernes auf die Zellhautbildung beruhe darin, dass in dem Kerne die zur Wandbildung nötige Substanz gebildet werde. Davon kann aber keine Rede sein. Die Wandbildung unterbleibt nämlich sowohl in der Nähe wie auch in grösserer Entfernung vom Kerne stets gänzlich, wenn man die lebende Kontinuität zwischen Plasma und Kern erst ganz kurze Zeit vor dem voraussichtlichen Beginne der Zellwandbildung unterbricht. Aus dieser interessanten Tatsache geht hervor, dass es sich bei dem Einflusse des Kernes auf das Zellplasma nicht nur um die Übermittelung materieller Teilchen handeln kann. Es dürften vom Kerne auch gewisse „Bewegungs- und Schwingungszustände" (Pfeffer 1896 a, S. 508), also Reizleitungsprozesse, ausgehen, die während der Bildung der Zellmembran fortdauern müssen. Ihre Unterbrechung hindert die Zellhautbildung.

Diese Überlegungen und Beobachtungen sprechen entschieden gegen eine andere Auffassung, die z. B. Verworn (1892, S. 114) vertritt, wonach die Beziehungen zwischen dem Zellenkerne und dem Protoplasma nur in einem Stoffaustausche bestehen sollen. Dass ein solcher Stoffaustausch vorhanden ist, soll damit natürlich keineswegs geleugnet werden; haben doch, um nur auf sichtbare Vorgänge hinzuweisen, histologische Forschungen gelehrt, dass z. B. häufig die Nukleolarsubstanz aus den Kernen in den Plasmakörper übertritt (vgl. z. B. Strasburger 1901, S. 542; v. Derschau 1904, S. 400 ff., hier die weitere Literatur). Dass diese Substanz als Reservekörper bei der Bildung der Zellmembranen oder „kinoplasmatischer" Differenzierungen verwendet wird, ist aber bisher durch keinerlei Versuche auch nur wahrscheinlich gemacht worden. Neben diesen Stoffwechselbeziehungen werden wir vielmehr nach den bisherigen Beobachtungen wie für den Gesamtorganismus so auch für die Organe der Zelle noch andere Beziehungen, d. h. Reizleitungsvorgänge, anzunehmen haben[2], wollen wir in ein Verständnis der Lebensvorgänge eindringen. Lang ist freilich der Weg, der zu diesem Ziele führen wird.

Auf die weiteren Fragen von grösster Bedeutung, ob der Kern der alleinige Träger der Vererbung sei (eine Ansicht, die mir durch keinerlei

[1]) Haberlandt zeigte (1887), dass vielfach die Lage des Zellkernes in der Nähe der Wachstumsstelle der Membran auf eine Beziehung zu dem Membranwachstume hinweist. Doch hat diese Regel viele Ausnahmen (vergl. die Angaben bei Küster 1903 S. 101. Hier weitere Literatur). Auch zeigen die Beobachtungen von Townsend, dass der Kern selbst in weiter Ferne Membranwachstum auslösen kann.

[2]) Ob die Reiztransmissionen, die z. B. zwischen dem Zellkern und der Plasmamembran bestehen, auf besonders ausgebildeten Bahnen stattfinden, darüber wissen wir gar nichts. Strasburger (1888, S. 181; 1897, S. 383 ff.), Miehe (1899, S. 389 ff.) und Němec (1901 c, S. 146) sind der Meinung, dass vielleicht die Kinoplasmafäden, die oft zwischen Kern und Hautschichte des Plasmas ausgespannt sind, dieser Funktion dienen könnten (vergl. auch Koernicke 1903). Bewiesen ist diese Annahme nicht.

Beobachtungen erwiesen erscheint, siehe z. B. auch Verworn 1892) und in welcher Weise er bei Annahme dieser Hypothese auf das Plasma, dynamisch oder auch durch Ausstossung bestimmter Teilchen, so einwirkt, dass die spezifische Gestaltung durch die Lebenstätigkeit des Plasmas zustandekommt, näher einzugehen, würde den Rahmen dieser Abhandlung überschreiten. Zudem liegen Versuche nicht vor.

Abschnitt III.

Gründe für eine weitere Verbreitung von Reizleitungsvorgängen in der Pflanze.

Wenn man alle die Reizleitungsvorgänge überblickt, über die ich in dieser Abhandlung berichtet habe, so kann, denke ich, kein Zweifel mehr darüber sein, dass Reiztransmissionen im Pflanzenkörper weit verbreitet und in der verschiedensten Weise an der Lenkung des Lebensgetriebes beteiligt sind. Ein solcher Schluss drängt sich einem auch dann auf, wenn man zunächst nur die Leitungsvorgänge der Aussenreize berücksichtigt, die durch Innenreize bedingten Korrelationen aber ausser acht lässt, bei denen es durch Überlegungen wohl wahrscheinlich gemacht, bis jetzt aber durch Versuche nicht exakt bewiesen werden kann, dass sie durch Reiztransmissionen zustande kommen. Ich habe mich bemüht, alle bisher sicher festgestellten Transmissionen aufzuführen, die durch Aussenreize bedingt werden; es wäre aber durchaus falsch, wollte man annehmen, dass mit diesen Fällen die Reizverkettungen im Pflanzenkörper auch nur annäherungsweise erschöpft seien. Im Gegenteile weist gerade die stattliche Schar duktorischer Prozesse, die durch die bisherigen Forschungen ermittelt worden sind, darauf hin, dass es nur ein kleinerer Teil aller Reizleitungsvorgänge in der Pflanze ist, der sich uns bisher bemerkbar gemacht hat.

In der Tat ist nur wenig Nachdenken dazu nötig, um einzusehen, dass bei sehr vielen Lebensvorgängen auch noch andere Reizverkettungen beteiligt sein müssen, die wir vorläufig nur nicht näher präzisieren können. So waren ja die zahlreichen Fälle von Reizleitungsprozessen der Aussenreize eine wesentliche Stütze für die Annahme, dass auch bei vielen durch Innenreize ausgelösten Korrelationen, welche durch Ernährungseinflüsse allein nicht erklärt werden können, Reiztransmissionen von grosser Bedeutung seien. Ferner sind duktorische Vorgänge z. B. nicht nur bei jenen Reizkrümmungen nötig, bei denen die Reaktion an einem dem Reizanlasse nicht ausgesetzten Organteile eintritt, sondern stets auch dann, wenn die Reaktion an der gereizten Stelle selbst erfolgt (vgl. dazu auch Czapek 1898, S. 180, S. 216; Fitting 1903, S. 619). Denn viele Reizanlässe, wie z. B. Berührungsreize, Licht, Feuchtigkeit, Gase, gelöste chemische Körper, fliessendes Wasser, die,

bei ungleicher Verteilung an den verschiedenen Organseiten, Tropismen auslösen, treffen nur die peripherischen Zellen des Organes, während die Reaktionen von sämtlichen Zellen des ganzen Organquerschnittes ausgeführt werden. Zudem sind diese tropistischen Krümmungen vielfach die Folge der Unterschiedsempfindlichkeit, d. h. der Vergleichung der Intensität, mit welcher der Reizanlass an den verschiedenen Organseiten perzipiert wird. Eine solche Vergleichung ist ohne duktorische Prozesse ganz undenkbar. Aber auch dann, wenn jede Zelle des ganzen Organquerschnittes den Reizanlass zu perzipieren vermag, wie es bei der Geoperzeption keineswegs ausgeschlossen ist, können wir der Wechselbeziehungen zwischen den Einzelzellen zum Verständnisse des einheitlichen Zusammenarbeitens aller Zellen bei der Reaktion nicht entraten. Diese Überlegungen gelten übrigens für alle Auslösungsreaktionen. Die Auslösungen werden ohne Annahme der verschiedensten Reiztransmissionen nicht verständlich.

Aber auch von anderen Erwägungen aus dürfen wir annehmen, dass Reizleitungen viel allgemeiner bei den Pflanzen vorkommen und viel zahlreicher sind, als wir heute wissen. Diejenigen Reizleitungsprozesse nämlich, die wir bisher auffinden konnten, sind mit ganz wenigen Ausnahmen solche, die in den Dienst ganz bestimmter, als Anpassungen erworben zu denkender Reaktionen des Pflanzenorganismus gestellt sind, von solchen Anpassungen, die darauf abzielen, die normale Funktionstüchtigkeit des Organismus oder eines seiner Teile beim Wechsel der Aussenbedingungen so schnell, als es für die Pflanze nötig ist, wieder herzustellen, oder von solchen, die der Pflanze sonst zum gedeihlichen Leben erforderlich und dienlich sind. Alle die anderen Reiztransmissionen aber, die mit solchen Anpassungen nicht verkettet sind und auffällige Reaktionen nicht auslösen — und dies ist vielleicht die Mehrzahl! — sehen wir nicht; oder es bedarf doch besonders glücklicher Konstellationen, um auch nur auf einige von ihnen aufmerksam zu werden. So ist es mit den Beeinflussungen mancher Lebensvorgänge durch Wundreiz und so ist es auch mit den duktorischen Vorgängen, die bei den einseitig reaktionsfähigen Ranken nach Reizung der Rankenoberseite die durch Reizung der Unterseite angestrebte haptotropische Reaktion hemmen (Fitting 1902, S. 373 ff.; 1903, S. 553 ff., S. 622 ff.).

Gerade diese Fälle sind von besonderem Interesse, weil sie uns auf ein ganzes Heer von Reizleitungsprozessen hinweisen, die im Pflanzenkörper stattfinden, ohne sich selbst durch die Auslösung direkt sichtbarer Reaktionen zu verraten. In der Tat kann man sehr wohl die Frage aufwerfen, ob nicht jede durch Perzeption eines Reizanlasses ausgelöste Erregung sich im Plasma von der gereizten Stelle durch einen kleineren oder grösseren Teil der Pflanze fortpflanzt. Wo im Pflanzenkörper Reizleitungen in den Dienst von auffälligen Anpassungsreaktionen gestellt wurden, da liesse sich diese Tatsache leichter verstehen mit der Annahme, dass schon bestehende Reiz-

leitungen in besonderer Weise weiter ausgebildet wurden, als mit der Auffassung, dass solche Reiztransmissionen jedesmal erst neu geschaffen werden mussten.

Die Frage, ob nicht jede durch einen Aussenreiz perzipierte lokale Erregung sich durch einen grösseren Teil der Pflanzen fortpflanzt, steht in engstem Zusammenhange mit einer anderen Frage, die ebenso wie jene nur theoretische, aber keine praktische Bedeutung hat, ob nämlich die Perzeptionsfähigkeit bei den Pflanzen in jenen Fällen, wo man eine völlige Trennung der Perzeptionszone und der Reaktionszone glaubte nachweisen zu können, tatsächlich auf die Zellen der sensorischen Zone beschränkt ist. Eine solche völlige Trennung der sensorischen und der motorischen Zone ist ja, wie wir gesehen haben, bisher nur in verhältnismässig wenigen Fällen erwiesen worden. Die Droseratentakeln, die Keimlinge einiger Gräser aus der Gruppe der Paniceen, die Wurzelspitze (nur für ganz wenige Reizanlässe), schliesslich die Blüten einiger Orchideen sind Beispiele dafür. Bei den meisten Reizvorgängen, bei denen Transmissionen von Aussenreizen beteiligt sind, ist dagegen die Reaktionszone auch selbst empfindlich.

Was wir von denjenigen Reizprozessen, bei denen die Perzeptions- und Reaktionszone getrennt sind, wissen, ist ja zunächst weiter nichts, als das, dass zur Einleitung der Reaktion die Transmission eines Impulses von der Perzeptionszone nach der Reaktionszone nötig ist. Aus dieser Tatsache darf aber nicht ohne weiteres der Schluss gezogen werden, dass die Zellen in der Reaktionszone die Fähigkeit nicht besitzen, den Reizanlass zu perzipieren. Es geht aus ihr vielmehr nur soviel hervor, dass die Erregung der Zellen in der motorischen Zone, falls sie den Reiz perzipieren, nicht imstande ist, die Reaktion zu veranlassen. Warum es einer Zuleitung des Impulses von anderer Stelle bedarf, darüber wissen wir freilich nichts.

Es gibt in der Tat einige Tatsachen, die es durchaus nicht unwahrscheinlich machen, dass die Zellen in der Reaktionszone auch bei völliger Trennung der „Perzeptionszone" und der motorischen Zone den Reiz zu perzipieren vermögen, wenn auch die Perzeption dieser Zellen eine Reaktion nicht nach sich zieht. Ein Indizienbeweis dafür ist zunächst in dem Verhalten der einseitig krümmungsfähigen Ranken gegeben, die man früher für einseitig empfindlich hielt, bis es gelang zu zeigen (Fitting 1902, S. 373 ff.; 1903, S. 553 ff.), dass auch die Zellen auf den bisher als unempfindlich geltenden Seiten eine nicht geringere Kontaktempfindlichkeit als die Unterseite besitzen, obwohl durch die Perzeption auf diesen Seiten eine Kontaktkrümmung nicht ausgelöst werden kann. Aber auch folgende Erwägungen sind einer solchen Annahme günstig. Die meisten Pflanzenteile pflegen neben derjenigen besonders augenfälligen Reaktion gegen einen Reizanlass, für die sich hat nachweisen lassen, dass sie nur durch Zuleitung eines Impulses von der „Perzeptionszone" eintritt, auch noch andere Reaktionsbefähigungen gegen den-

selben Reizanlass zu besitzen, für die es bisher nicht bewiesen, ja sogar wenig wahrscheinlich ist, dass sie ebenfalls durch eine Transmission des Reizes von der „Perzeptionszone" ausgelöst werden. So wird z. B., um nur ein Beispiel zu nennen, in belichteten Pflanzenteilen das Wachstum gehemmt, in verdunkelten beschleunigt. Ob bei denjenigen Graskeimlingen aus der Gruppe der Paniceen, bei denen für die phototropische Empfindlichkeit die Perzeptionszone und die Reaktionszone nach den Beobachtungen Rotherts völlig getrennt sind, eine solche Trennung auch für die Beeinflussung der Wachstumsintensität durch den Lichtreiz gilt, scheint doch recht zweifelhaft. Jedenfalls liegen bisher keine Versuche darüber vor, ob das Wachstum im hypokotylen Gliede durch alleinige Beleuchtung oder Verdunkelung der Spitze ebenso beeinflusst wird wie durch Beleuchtung oder Verdunkelung des ganzen Keimlings, und ob Belichtung des Keimlings mit Ausnahme der Spitze einen anderen Erfolg hat als Beleuchtung der Spitze allein. Einige Versuche, die ich in dieser Richtung angestellt habe, sind bisher leider noch nicht entscheidend ausgefallen. Doch werde ich diese Fragen, die wegen ihrer theoretischen Bedeutung nicht ohne Interesse sind, weiter verfolgen, sobald es meine Zeit mir erlaubt. Ferner wäre es nach Analogie mit den Ranken sehr wohl denkbar, dass die phototropische Reaktion, die durch alleinige einseitige Beleuchtung der Keimlingsspitze in dem hypokotylen Gliede eintritt, mit geringerer Intensität als gewöhnlich erfolgt, wenn man das hypokotyle Glied nicht verdunkelt, sondern allseitig mit derselben Lichtintensität beleuchtet, mit der die Spitze einseitig beleuchtet ist. Auch darüber fehlen uns leider die Erfahrungen völlig.

Sollten die angedeuteten Versuche positiven Erfolg haben, so würden sie beweisen, dass auch die Zellen in der Reaktionszone eine Perzeptionsbefähigung für das Licht besitzen. Selbstverständlich läge keinerlei Grund vor, anzunehmen, dass diese Perzeption in anderer Weise erfolge als in der sog. „Perzeptionszone". Es bliebe alsdann die weitere Frage zu lösen, weshalb für einige, aber nicht für alle Reaktionsbefähigungen gegenüber ein- und demselben Reizanlasse eine Trennung der sensorischen und der motorischen Zone durchgeführt wurde und wie es kommt, dass in diesen Fällen nur die indirekte, aber nicht die direkte Erregung der motorischer Zone eine Reaktion zur Folge hat. Die Notwendigkeit eines von anderer Stelle zugeleiteten Impulses trotz ungeschwächten Perzeptionsvermögens der Reaktionszone wäre jedenfalls ebenso wie die Reaktion selbst als eine Anpassungserscheinung anzusehen. Ich halte einen positiven Ausfall solcher Versuche für sehr wohl möglich, weil ich glauben möchte, dass die Erregbarkeit durch Reize, falls nur die Bedingungen für die Perzeption erfüllt sind, eine der Haupteigenschaften jedes so wenig differenzierten Plasmas ist, wie wir es in den Pflanzenzellen ohne Ausnahme vor uns haben. Stimmt man aber dieser Ansicht zu, so wird man kaum umhin können, auch die Folgerung mit mir

für wahrscheinlich zu halten, dass jede Erregung eines Plasmakörpers nicht auf die Perzeptionszelle beschränkt bleibt, sondern sich in ihm ausbreitet und sich auch über eine grössere oder kleinere Strecke in andere Zellen fortpflanzt, falls nur für lebende Brücken zwischen ihnen gesorgt ist. Diese Folgerung hätte aber, da solche lebende Brücken, wie ich weiter zeigen werde, bei den höheren Pflanzen zwischen allen Zellen bestehen, die Annahme der weitesten Verbreitung von Reiztransmissionen bei den Pflanzen zur Folge, von Reizleitungsvorgängen, die zum Teil sichtbare Reizreaktionen nach sich ziehen, zum Teil aber auch solche nicht auslösen. Vielleicht gelingt es noch einmal, auch die duktorischen Prozesse der letzteren Art durch Auffindung der unsichtbaren Prozesse zu erschliessen, von denen sie begleitet sind und die sie veranlassen.

Es schien mir nicht unzweckmässig, die Frage nach der allgemeinen Verbreitung der Reizleitungen und der Perzeption für Reize bei den Pflanzen hier von z. T. neuen theoretischen Gesichtspunkten aus zu behandeln, da auch in tierphysiologischen Kreisen Stimmen laut geworden sind, die sich eben alls für eine Perzeption der Reizanlässe, z. B. des Lichtes, ausserhalb der spezifischen Sinnesorgane aussprechen (vgl. z. B. Nagel 1896).

Sollten die theoretischen Betrachtungen, die ich auf den letzten Seiten angestellt habe, in der Folgezeit durch die Erfahrung Bestätigung finden oder nicht —, so genügen doch schon die bisher ermittelten Reizleitungsvorgänge, um die Auffassung fest zu begründen, dass die Organe der Pflanze ebenso wie beim Tier nicht nur in morphologischen Verbande miteinander stehen, sondern auch physiologisch zu einer in sich geschlossenen Lebenseinheit vereinigt sind, zu einem einheitlichen Systeme, dessen Getriebe im Ganzen oder in allen oder in vielen seiner Teile durch jede Änderung auch nur an einem einzigen seiner Organe in der verschiedensten Weise gestört und beeinflusst wird. Nur diese Auffassung, die in der Deszendenzlehre ihre festeste Stütze findet, befähigt uns, das Lebensgetriebe der Pflanze in seinem ganzen Umfange zu begreifen. Sie ist heuristisch noch für lange Zeiten eines der wertvollsten Prinzipien der pflanzlichen Reiz- und Entwickelungsphysiologie.

Für jeden einzelnen Reizleitungsvorgang, der bei der Pflanze mit Sicherheit nachgewiesen werden konnte, ist nun selbstverständlich die wichtige Frage aufzuwerfen, wie er zustande kommt und ob und in welcher Weise lebende Elemente an der Leitung beteiligt sind. Die Tatsachen, die bei den Pflanzen bisher über den Ablauf und über das Wesen der Reizleitungsprozesse ermittelt worden sind, sollen Gegenstand des zweiten Teiles meiner Abhandlung sein.

II. Teil.

Der Ablauf der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen.

Abschnitt IV.

Die Reizleitungsbahnen bei den Pflanzen.

1. Allgemeines.

Im ersten Teile meiner Abhandlung habe ich versucht, aus der grossen Zahl der Korrelationen, die zwischen den Organen oder Organkomplexen der Pflanze bestehen, diejenigen nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse herauszugreifen, die auf besonders nahe und innige Beziehungen zwischen den Pflanzenteilen hinweisen, mit anderen Worten diejenigen Wechselbeziehungen zusammenzustellen, von denen man in Anlehnung an die Terminologie der Tierphysiologen zu sagen pflegt, dass sie durch Reizleitungsvorgänge vermittelt werden, ohne diesen Begriff zunächst genauer bestimmen zu können. Dazu gehörten in erster Linie diejenigen durch Aussenreize ausgelösten korrelativen Wirkungen eines (perzipierenden) Organes auf ein anderes (reagierendes Organ), bei denen es so aussieht, als ob die Reaktion des letzteren die Folge einer direkten Reizung durch den Aussenreiz und nicht, wie es doch tatsächlich der Fall ist, einer indirekten Reizung (nämlich des Perzeptionsorganes) sei. Diesen Korrelationen konnte man, dem Vorgange Pfeffers (1881, 1904) folgend, eine ganze Anzahl weiterer, aber auf Innenreizen beruhender Korrelationen anschliessen, bei denen die Beziehungen nicht weniger innig zu sein scheinen.

Der Übersicht über die Verbreitung solcher, vorläufig als Reiztransmissionen bezeichneter Vorgänge bei den Pflanzen muss nun notwendigerweise eine Zusammenstellung der Forschungsergebnisse über den Ablauf und das Wesen dieser so verschiedenartigen Prozesse folgen. Denn es gilt, eine genauere Charakterisierung dieser Vorgänge zu versuchen und ein Urteil darüber zu gewinnen, ob es wirklich berechtigt ist, für alle die erwähnten Korrelationen eine Vermittelung durch ähnliche Vorgänge in den lebenden Zellen anzunehmen, wie sie in der Tierphysiologie unter den Begriff „Reiztransmission" fallen, und ob in der Tat auch in diesen engen Wechselbeziehungen, die in erster Linie das Individuum zu einem Organismus, d. h. einer physiologischen Einheit, machen, zwischen Pflanze und Tier eine so weitgehende Übereinstimmung besteht, wie ich in der Einleitung behauptet habe.

Der erste Schritt, den man tun muss, um eine Einsicht in die Reizleitungsvorgänge zu gewinnen, ist die Ermittelung der Reizleitungsbahnen. Überblickt man alle die Fälle von Reiztransmissionen, die bei den Pflanzen entweder mit Sicherheit erwiesen oder doch mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen sind, so kann man sich in Anbetracht der Mannigfaltigkeit dieser

Beziehungen zwischen ganz verschiedenen Organen von vornherein dem Gedanken nicht verschliessen, dass möglicherweise recht verschiedene Wege bestehen, auf denen sie vermittelt werden, und dass auch ihr Wesen recht verschiedenartig ist. Unter diesen Umständen wird man für jeden einzelnen Fall eingehend prüfen müssen, ob die „Reiztransmission" überhaupt durch Vermittelung lebender Zellen zustandekommt. Nur in diesem Falle würde man ja, wie gesagt, bei Tieren von Reizleitung sprechen.

2. Die möglichen Bahnen der Reizleitungen bei den Pflanzen.

A. Lebende Bahnen.

a) Plasmaverbindungen (Plasmodesmen).

Da nun bekanntlich besondere, den Nerven der Tiere entsprechende Reizleitungsbahnen bei den Pflanzen nicht vorhanden sind und ausserdem die Pflanzenzellen durch tote Zellmembranen voneinander getrennt sind, so entsteht die wichtige Vorfrage, ob denn bei den Pflanzen eine Reizleitung durch die aktive Tätigkeit lebender Zellen überhaupt möglich ist. Viele der Reizleitungserscheinungen, über die ich im ersten Teile meiner Abhandlung berichtet habe, machen eine solche Annahme wenn auch nicht notwendig, so doch von vornherein recht wahrscheinlich. In der Tat haben denn auch genaue histologische Forschungen gezeigt, dass die einzelnen Plasmakörper der Pflanzenzellen durch die oft recht dicken Zellulosemembranen nicht völlig voneinander isoliert sind, sondern dass sie durch äussert feine, die Zellhäute durchsetzende Plasmafädchen, die sogenannten Plasmaverbindungen oder Plasmodesmen (dieser Name von Strasburger 1901, S. 503, eingeführt), miteinander in lebender Verbindung stehen (Fig. 10). Während man anfangs, nach der Entdeckung solcher Plasmodesmen zwischen den Endospermzellen einiger Samen durch Tangl (1880), die Plasmaverbindungen für eine seltene Ausnahmeerscheinung glaubte ansehen zu müssen, dürfen wir doch jetzt dank den Forschungen namentlich von Tangl (1880, 1884), Gardiner (1883, 1884), Russow (1883), Moore (1886), Kienitz-Gerloff (1891, 1902), A. Meyer (z. B. 1897), Kuhla (1900) und Strasburger (z. B. 1901) annehmen, dass alle lebenden Zellen des ganzen Pflanzenindividuums durch solche feinste Plasmabrücken zu einer Lebenseinheit verbunden sind.

Diese Plasmaverbindungen sind meist so fein und zart, dass ihr Nachweis zu den schwierigsten Aufgaben der Pflanzenhistologie gehört[1]). Es ist

[1]) Über die Methoden zum Nachweis der Plasmaverbindungen orientiert A. Meyer (1897). Zur Fixierung der Plasmodesmen eignet sich vorzüglich 1% Osmiumsäure. Hierauf pflegt man die Zellmembranen durch 25 – 50% Schwefelsäure zur Quellung zu bringen und die Plasmafäden, am besten nach vorhergehender Beizung mit Jod, mit entsprechenden Farbstoffen zu färben. Nach der von A. Meyer angegebenen Methode (vergl. auch Kuhla 1900, S. 30) verfährt man bei unverholzten Zellwänden am besten so, dass man das lebende Material mit 1% Osmiumsäure fixiert, hierauf die Schnitte nach dem Auswaschen 5 Minuten mit Jodjod-

deshalb bisher nur bei besonders günstigen Objekten (z. B. Viscum album Kuhla 1900, Pinus silvestris und Pinea Hill 1901, S. 83 ff.) gelungen, ihre Allverbreitung zwischen den lebenden Zellen durch Untersuchung aller vorkommenden Zellenformen und -gewebe nachzuweisen.

Sind schon mit dieser Feststellung bei den meisten Pflanzen sehr grosse Schwierigkeiten verbunden, so erhöhen sie sich noch bedeutend, wenn es gilt, die zahlenmässige Verteilung der Plasmodesmen in den verschiedenen Zellwänden einer und derselben Zelle und in den verschiedenen Geweben zu beurteilen und zu ermitteln, ob sie überall denselben Querdurchmesser haben

Fig. 10.

Querschnitt durch eine Rindenparenchymzelle von Viscum album. *c*, *d* gefelderte Tüpfel mit Plasmaverbindungen quer geschnitten; bei *a*, *b* die Plasmaverbindungen von der Fläche gesehen. Nach Kuhla 1900, Taf. III, Fig. 3.

oder ob ihre Dicke Variationen unterworfen ist. Damit hängt es zusammen, dass wir über diese Verhältnisse fast gar nicht unterrichtet sind. Genauere Untersuchungen würden gerade mit Rücksicht auf manche Reizleitungsvorgänge von grosser Wichtigkeit sein können: wenn wir genauer über die Verteilung, die Zahl und die Dicke der Plasmodesmen unterrichtet wären, so

kalium (Jodjodkalium 1, Jod 1, Wasser 200) behandelt, dann seitlich an das Deckglas 25 % Schwefelsäure, die mit pulverisiertem Jod versetzt ist, zufügt. Um möglichst wenig Membranfärbung zu erhalten, empfiehlt es sich, das Jodjodkalium möglichst vollständig von den Schnitten abzusaugen. Diese kommen dann in eine Mischung von 1 Tropfen 25 %, mit Jod versetzte, Schwefelsäure und 1 Tropfen einer Pyoktanin(Merck)-lösung in Wasser (1 : 30), worin sie höchstens 5 Minuten bleiben. Zu dem in einem grossen Uhrglase befindlichen Gemisch wird hierauf viel Wasser gegeben, alsdann die Schnitte in Glycerin eingelegt. Diese Methode lässt die Plasmaverbindungen in schwarzblauer Färbung, wie ich mich selbst überzeugt habe, sehr gut hervortreten. Zum Nachweis der Plasmaverbindungen in verholzten Membranen eignet sie sich indessen nicht. Geeignete Vorschriften dafür findet man bei Kuhla 1900 (S. 30).

würden uns vielleicht manche Beobachtungen über ungleich schnelle oder überhaupt ungleiche Reizausbreitung, über die im nächsten Abschnitte berichtet werden soll, leichter als es bisher der Fall ist, verständlich werden.

Vielfach gibt die Grösse und die Verteilung der Tüpfel in den Zellmembranen einen Anhalt für die Beurteilung der Verteilung der Plasmaverbindungen, da die Plasmodesmen im Falle der Tüpfelung der Zellhaut nur in den Schliesshäuten der Tüpfel — aber aller Tüpfel — ausgebildet zu sein oder doch (vergl. Tangl 1880, Gardiner 1883 und Kohl 1900a) in ihnen besonders zahlreich (oft mehr als 20) vorzukommen pflegen. Aber auch die nicht getüpfelten Zellmembranen werden von Plasmodesmen durchsetzt.

Von Interesse ist der Nachweis von Kuhla (1900), dass bei der Mistel (Viscum) die langgestreckten Zellen die reichste Tüpfelung und damit die meisten Plasmaverbindungen auf denjenigen Querwänden besitzen, die senkrecht zur längsten Achse der Zellen orientiert sind, so dass also in der Längsrichtung dieser Zellen die Kommunikation besonders innig ist; sowie ferner, dass die Dicke der Plasmaverbindungen in allen Zellen von Viscum im wesentlichen gleich ist. Beachtenswert ist auch die Angabe von Hill (1901, S. 119), dass bei Pinus die Plasmodesmen in besonders grosser Zahl die radialen Zellwände des Stengels durchziehen. Selbstverständlich aber ist es nicht angängig, diese Beobachtungen zu verallgemeinern.

Wenn also auch alle lebenden Zellen eines Individuums durch sehr zahlreiche, feinste, homogene[1]) Plasmafädchen verbunden zu sein scheinen, so darf man doch nicht ohne weiteres annehmen, dass etwa alle Zellhäute, die lebendes Plasma trennen, von Plasmodesmen durchsetzt würden. So beobachtete schon Kuhla (1900, S. 45), dass die Plasmaverbindungen bei Viscum zwischen den sogenannten Siebröhren (vergl. weiter unten) und den sogenannten Kambiformzellen ziemlich spärlich sind, und Hill (1901, S. 110), dass sie bei Pinus silvestris zwischen Siebröhren und Bastparenchym- oder stärkehaltigen Markstrahlzellen völlig fehlen. Von ganz besonderem Interesse ist in dieser Hinsicht aber die Angabe von Rumpf (1904, S. 25), dass es ihm und A. Meyer bei Pflanzen aus ganz verschiedenen Gruppen des Systems nicht gelungen sei, in den Zellwänden der Wurzelendodermis, d. h. desjenigen aus einer Zellenschichte bestehenden Hohlzylinders, der die Rinde von dem Gefässbündelzylinder trennt, irgendwelche Plasmodesmen nachzuweisen, auch nicht in denjenigen Zellmembranen, welche die Endodermiszellen gegen die Rinden- und Zentralzylinderzellen abgrenzen. Sollten diese Beobachtungen Bestätigung finden[2]), so würde aus ihnen hervorgehen, dass in der Wurzel eine

[1]) Für unseren Zweck hat es kein besonderes Interesse, weiter darauf einzugehen, dass z. B. von Strasburger 1901, S. 569 die Vorstellung vertreten wird, „dass die von den angrenzenden Zellen entsandten Plasmodesmen nicht eine Einheit darstellen, vielmehr innerhalb der Mittellamelle mit ihren Enden nur aufeinander stossen und dort sich innig vereinigen."

[2]) die nach der Auffindung von Plasmaverbindungen in der Endodermis unterirdischer Monokotylen-Sprossachsen (Paris quadrifolia) durch Heinr. Müller (1906, S. 68) doppelt wünschenswert wäre.

direkte lebende Kommunikation zwischen den Zellen der Rinde und denen des Gefässbündelzylinders nicht besteht, beide Gewebesysteme vielmehr durch die Endodermis streng isoliert sind. Weiteren Untersuchungen bleibt es vorbehalten, festzustellen, ob Ähnliches etwa auch für andere Gewebesysteme gilt[1]). Bei der Mistel sind aber nach Kuhla im Stamme die Zellen aller Gewebe untereinander durch Plasmafäden verbunden.

Andererseits muss auf die sehr beachtenswerte Tatsache hingewiesen werden, dass Plasmodesmen nachträglich in Zellmembranen ausgebildet werden können, in denen sie zunächst fehlen (vergl. dazu z. B. Strasburger 1901, S. 506 ff.). Ja sogar zwischen den Zellen des Pfropfreises und der Unterlage werden bei der Verwachsung nachträglich Plasmaverbindungen hergestellt[2]), wie Strasburger (1901, S. 583 ff.) bei der Pfropfung von Abies nobilis auf Abies pectinata und Picea pungens auf Picea excelsa fand, nachdem bereits früher Vöchting (1892, S. 119) ermittelt hatte, dass in den miteinander verwachsenden Zellhäuten der beiden Symbionten korrespondierende Tüpfel ausgebildet werden, die ihn Plasmodesmen vermuten liessen.

Durch solche Plasmodesmen, die sich bei höheren und bei niederen Pflanzen in gleicher Weise finden und die oft Hunderte von Brücken zwischen den benachbarten Zellen bilden, ist bei den Pflanzen Gelegenheit zur Leitung von Reizen auf lebenden Bahnen gegeben. Es kann auch keine Frage sein, dass viele Reize im Pflanzenkörper mit ihrer Vermittelung geleitet werden, sei es nun, dass die Reizleitung rein dynamisch oder durch chemische Umsetzungen oder durch Übertritt von Stoffen erfolgt. Dass die Plasmaverbindungen in erster Linie die Funktion der Reizübertragung haben, darüber hat bei den Forschern, die sich mit ihnen beschäftigt haben, denn auch niemals ein Zweifel obgewaltet (vergl. ausser der oben zitierten Literatur z. B. auch Klebs 1884). Nur darüber sind Meinungsverschiedenheiten entstanden, ob den Plasmodesmen auch noch andere Funktionen, namentlich die, den Stofftransport zu erleichtern, zugeschrieben werden dürfen. Die ausserordentliche Feinheit der Fäden scheint darauf hinzuweisen, wie meist, mit Recht, geltend gemacht wird, dass sie dafür im allgemeinen wohl nur wenig Bedeutung haben (vergl. dazu auch Pfeffer 1897, S. 97).

Für die Auffassung der Plasmodesmen als Reizüberträger ist es wichtig, dass bei einer ganzen Anzahl jener Fälle, wo von der Perzeptionszone ein Reiz auf andere Organteile übermittelt wird, der Nachweis von Plasmodesmen zwischen den lebenden Zellen noch besonders erbracht worden ist, so z. B. für das Gelenkpolster von Mimosa (Gardiner 1884, S. 65 ff.), für das Parenchym der Ranken (Pfeffer 1885, S. 524), für die Blätter von Dionaea

[1]) Haberlandt (1890, S. 25) bestreitet das Vorkommen von Plasmodesmen zwischen den „Reizleitungszellen“ (vgl. weiter unten) und dem Kollenchym bei Mimosa. Kienitz-Gerloff (1891, S. 25) fand aber auch hier Plasmodesmen.

[2]) Vergl. dazu im ersten Teile meiner Abhandlung S. 53.

(Gardiner 1884, S. 67 und Macfarlane 1892) und Aldrovanda (Haberlandt 1901b, S. 106), für die Staubfäden von Berberis (ebenda S. 30) und Centaurea Jacea (Kienitz-Gerloff 1902, S. 107), schliesslich für die Wurzelspitze (Czapek 1898, S. 218 und Hill 1901, S. 103). Doch machte schon Gardiner (1884, S. 65 ff., vergl. auch Kienitz-Gerloff 1902, S. 107) darauf aufmerksam, dass es in den reizbaren Pflanzenteilen nicht mehr Plasmaverbindungen gibt als in den nicht reizbaren. Das Gegenteil behauptet nur Hill für die Wurzelspitze.

So viel Wahrscheinlichkeit auch, schon von allgemeinen physiologischen Erwägungen aus (vergl. Pfeffer 1897, S. 97), von vornherein der Gedanke hat, dass die Plasmodesmen als Reizüberträger das harmonische Zusammenwirken aller Glieder der Pflanze zu erzielen und zu erhalten haben, so schwer ist es doch, den exakten Nachweis dafür im allgemeinen oder für besondere Fälle durch direkte Versuche zu erbringen. Er ist denn auch bisher nicht gelungen. Entsprechende Versuche von Strasburger (1901, S. 577 ff), in denen mit Salpeterlösung plasmolysierte (zur Zerreissung der Plasmodesmen) und dann wieder turgeszent gemachte Wurzeln und Sprosse sich nicht mehr geotropisch krümmten, beweisen für die Funktion der Plasmodesmen als „Reizleitungsorgane" deshalb nichts, weil das Ausbleiben der Reizreaktion sehr wohl mit einer allgemeinen Schädigung der Plasmakörper durch die Plasmolyse in Verbindung stehen kann.

Aber auch ohnedies werden wir auf jeden Fall an der Möglichkeit festhalten müssen, dass mittelst der Plasmodesmen Reize auf lebender Bahn von einer Zelle zu allen anderen in ähnlicher Weise wie beim Tier geleitet werden können. Nur würde die Frage entstehen, ob sich darauf die Ähnlichkeit in der Reiztransmission zwischen Pflanze und Tier beschränkt, ob alle lebenden Zellen des Pflanzenkörpers in gleicher Weise und mit gleicher Schnelligkeit befähigt sind, Reize zu leiten, oder ob nicht vielleicht wie beim Tiere manche der lebenden Zellen, besondere Zellenzüge, deren Elemente sich etwa durch langgestreckte Form von den übrigen Zellen unterscheiden, in besonderem Masse zur Reizleitung geeignet sind, so dass wir diese Zellstränge den Nerven der Tiere vergleichen könnten? Diese Frage liegt deshalb nahe, weil wir im Körper der höheren Pflanzen solche Zellstränge, die sich gegen das übrige Gewebe scharf abheben, überall finden.

Es sind die Gefässbündelstränge. Sie bestehen aus lebenden und toten Zellelementen und dienen vornehmlich der Leitung von Wasser und anderen Nahrungsstoffen. Die toten, miteinander in offener Kommunikation stehenden Elemente, deren Wände verholzt sind, die sogenannten Gefässe, leiten das Wasser samt den Nährsalzen aus der Wurzel in die Blätter; die lebenden Elemente transportieren namentlich die organischen Baustoffe, die in der Pflanze selbst gebildet werden, die Kohlenhydrate und Eiweissstoffe. Alle Zellen, welche die Gefässbündel zusammensetzen, sind in der Leitungsrich-

tung, d. h. parallel zur Längsachse der Pflanze, beträchtlich in die Länge gestreckt.

b) Siebröhren.

Unter den lebenden Zellen der Gefässbündel fallen besondere Zellenzüge auf, die sich von den übrigen, zwischen die sie eingestreut sind, sowohl durch ihren Inhalt als namentlich durch ihre Gestalt nicht unwesentlich unterscheiden: die oft mit Eiweissstoffen angefüllten Siebröhren, die ebenfalls aus langgestreckten Zellen zusammengesetzt sind. Die Plasmaleiber dieser Zellen kommunizieren meist nicht nur durch die feinen Plasmodesmen, welche die Zellwände der übrigen lebenden Zellen durchsetzen. Die Querwände, welche die einzelnen Zellen, die „Siebröhrenglieder" trennen, sind vielmehr in der Regel mit einer Menge grösserer Poren, die sich leicht sichtbar machen lassen, wie ein Sieb durchlöchert. Durch diese Poren hindurch stehen die Plasmakörper der Siebröhrenglieder miteinander in offener Kommunikation (vergl. Fig. 11), so dass ein solcher Zellenstrang, eine solche Siebröhre, die sich von der Wurzel bis zum Sprossgipfel hinziehen kann, eine geschlossenere lebende Einheit bildet als die übrigen lebenden Zellen.

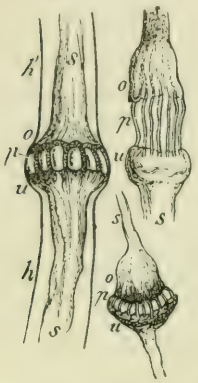

Fig. 11.

Cucurbita Pepo. Verbindungsstellen von Siebröhrengliedern in Flächenansicht, die Durchbohrung der Querwände zeigend. In den beiden Abbildungen rechts sind die Zellhäute (links mit *h*, *h'* bezeichnet) der Siebröhre durch Schwefelsäure aufgelöst worden. *s* Der schleimige Inhalt der Siebröhre, *o* und *u* Anhäufung desselben auf der Ober- und Unterseite der Querwand; *p* die Plasma- und Schleimstränge, welche diese Anhäufungen verbinden und die Poren der Siebplatten ausfüllen. Aus Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Leipzig 1887, S. 147.

Die Funktion dieser auffälligen lebenden Zellenstränge, mit der sich viele Forscher beschäftigt haben, ist noch immer nicht völlig aufgeklärt. Doch nimmt man allgemein an, dass die Siebröhren der Leitung der plastischen Eiweissstoffe dienen, die man denn in den Siebröhren vielfach (doch nicht bei allen höheren Gewächsen!) in Menge findet. Aber auch andere Hypothesen sind ausgesprochen worden. So meinte z. B. Hanstein (1880, S. 296), die Siebröhren dürften wohl in erster Linie der Reizleitung dienen und den Nerven der Tiere zu vergleichen sein. Doch vermochte er diese Idee durch keinerlei Beobachtungen auch nur wahrscheinlich zu machen. Jedenfalls aber muss man vorläufig mit der Möglichkeit rechnen, dass bei den Pflanzen eine Reizleitung in der Längsrichtung besser in den langgestreckten Zellen der Gefässbündel, im besonderen der Siebröhren, vor sich geht als in den übrigen lebenden Zellen, womit auch die Beobachtung von Kuhla, die oben schon (S. 73) erwähnt wurde, harmonieren würde, dass, wenigstens bei der Mistel, die Querwände langgestreckter Zellen von besonders vielen Plasmodesmen durchsetzt werden.

B. Nicht lebende Bahnen.

Eine, sogar ziemlich schnelle, Vermittelung zwischen den verschiedenen Teilen der Pflanze wäre aber bei den höheren Gewächsen auch ohne die aktive Beteiligung der lebenden Zellen sehr wohl denkbar: zunächst in dem kommunizierenden Kanalsysteme der Interzellularräume durch Veränderung der Temperatur, des Druckes oder der Zusammensetzung der in ihnen vorhandenen Gase oder durch Einpressung von Flüssigkeiten in diese Räume; weiter in dem mit wässeriger Flüssigkeit und verdünnter Luft erfüllten Röhrensysteme der toten Gefässe durch eine Variation des Gasdruckes oder der Zusammensetzung oder der Strömungsgeschwindigkeit der Flüssigkeit; ferner durch Bewegung von Wasser in den Membranen der lebenden oder toten Zellen; schliesslich auch in dem lebenden Zellgewebe durch die Veränderung der normalen Gewebespannung, wie sie Folge der Vermehrung oder Verminderung des osmotischen Druckes in einigen Elementen des Gewebes sein kann. Eine weniger schnelle Vermittelung ohne aktive Beteiligung lebender Zellen wäre in der Pflanze auch dadurch möglich, dass Lösungen durch lebendes oder totes Zellgewebe hindurchdiffundieren oder dass der Zustrom oder Abfluss der organischen Baustoffe in irgend einer Weise gestört oder überhaupt geändert wird oder auch noch auf andere Weise.

3. Die durch Versuche ermittelten Bahnen der Reizleitungen bei den Pflanzen.

Aufgabe einer exakten Erforschung der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen muss es im Hinblick auf die vielen Möglichkeiten, die in Betracht zu ziehen sind, natürlicherweise sein, für jeden einzelnen Fall durch eingehende Versuche festzustellen, auf welchem Wege die beobachtete Vermittelung zustande kommt. Zugleich werden es diese Versuche erlauben, Anhaltspunkte zur Beurteilung des Wesens der Vermittelung zu gewinnen.

Wenn man nun freilich die bisher getane Arbeit daraufhin überblickt, in wie weit der hier aufgestellten Forderung genügt wurde, so ist das Ergebnis nicht allzu befriedigend. Für sehr viele jener Vorgänge, die ich im ersten Teile meiner Arbeit als Reiztransmissionen zusammengestellt habe, ist der Nachweis noch nicht gelungen, dass sie durch Vermittelung lebender Zellen zustande kommen. Dies wird begreiflich, wenn man sich die grossen, aus dem Vorstehenden ersichtlichen Schwierigkeiten vergegenwärtigt, die hier zu überwinden sind. Deshalb war ich genötigt, für den ersten Teil meiner Abhandlung aus der grossen Zahl der beobachteten Korrelationen diejenigen auszuwählen, bei denen mir die Wahrscheinlichkeit besonders gross zu sein scheint, dass wir es bei ihnen mit Reizleitungsvorgängen in lebenden Zellen oder doch wenigstens mit Beteiligung lebender Zellen zu tun haben; ein

Vorgehen, das im Stande der heutigen Forschung seine Entschuldigung findet, das aber Anspruch auf sonderliche Exaktheit kaum machen darf. Namentlich die Ermittelung der Leitungsbahnen für die Innenreize stösst meist auf grosse Schwierigkeiten.

Da nun schon eine flüchtige histologische Untersuchung des Pflanzenkörpers lehrt, dass die — lebenden oder toten — Zellen der Gefässbündel ganz besonders in den Dienst von verschiedenartigen Leitungszwecken gestellt sind, so kann es nicht wundernehmen, dass zunächst meist die verhältnismässig leicht lösbare Frage zu beantworten versucht wurde, wie weit die Gefässbündel an den verschiedenartigen Reiztransmissionen beteiligt sind. Ergebnis dieser Forschungen ist, dass wir vorläufig bei den höheren Pflanzen nach den Leitungsbahnen zwei Gruppen von Reizleitungen unterscheiden können, nämlich eine

1. Gruppe. Der Reiz wird im Grundgewebe ebensogut geleitet, wie in den Gefässbündeln, wenn auch in manchen Fällen mit grösserer Geschwindigkeit in den Bündeln.

2. Gruppe. Der Reiz wird nicht im Grundgewebe, sondern nur in den Gefässbündeln geleitet.

Der Begriff „Gefässbündel" ist bei dieser Einteilung insofern in weiterem Sinne gefasst, als zum Gefässbündel auch die dasselbe umhüllenden, langgestreckten, lebenden Parenchymzellen (die sog. Gefässbündelscheide) gerechnet sind.

Freilich kann die Untersuchungsmethode, die zur Ermittelung der Leitungsbahnen dient, darin bestehend, dass die Kontinuität gewisser Gewebeteile durch entsprechende Einschnitte unterbrochen wird, in manchen Fällen ein Urteil darüber nicht erlauben, ob ein Reizleitungsvorgang zur 1. oder zur 2. Gruppe gerechnet werden muss.

A. Reizleitungsbahnen der Aussenreize.

1. Gruppe. Der Reiz wird im Grundgewebe ebensogut geleitet wie in den Gefässbündeln.

Zu dieser Gruppe gehört, soweit man nach den vorliegenden Beobachtungen urteilen kann, die Mehrzahl der Reizleitungsvorgänge, über die ich im ersten Teil meiner Abhandlung berichtet habe. Wenigstens wird in sehr vielen Fällen die Reizausbreitung durch die Durchschneidung der Gefässbündel nicht gehemmt. Dies gilt für die Leitung des Stossreizes in der Blattfläche von Dionaea (Ch. Darwin 1876, S. 284 ff.; Balfour 1876, S. 344 ff.; Batalin 1877, S. 148 ff.), in den Blüten von Sparmannia (Morren 1841, S. 38[1]), in den Narbenlappen von Mimulus und Martynia

[1]) Die Reizleitung erfolgt hier nach Morren im Grundgewebe, das die Gefässbündel umgibt.

(Oliver 1887a, S. 167 ff.[1])); für die Leitung des Kontaktreizes und der chemischen Reize in den Blättern von Drosera (Ch. Darwin 1876, S. 227 ff.; Batalin 1877, S. 69 ff., besonders S. 71), ferner für die Leitung des tropistischen Reizes bei Drosera (Ch. Darwin 1876, S. 227 ff.) und sämtlicher tropistischer Reize bei anderen Pflanzen (vergl. für den Phototropismus der Graskeimlinge Rothert 1894, S. 63 ff.; für den Traumatotropismus der Wurzeln Pollock 1900, S. 14 ff.[2])), sofern die Verwundungsversuche bei den Wurzeln als einwandfrei angesehen werden dürfen.

In anderen Fällen lässt sich ohne Durchschneidung der Gefässbündel aus der Art der Reizausbreitung mit Sicherheit feststellen, dass der Reiz auch oder allein im Grundgewebe geleitet wird. So muss die Leitung des Stossreizes in den empfindlichen Gelenken von Mimosa und Biophytum von den berührten Epidermiszellen ins Innere des Bewegungsgewebes ohne Beteiligung der Gefässbündel erfolgen, weil hier solche Bündel nicht in entsprechender Weise ausgebildet sind. Das gleiche gilt für das Blatt von Aldrovanda, in dem die Gefässbündel völlig fehlen (Cohn 1875, S. 77), für manche Blütenteile, ferner für den Haptotropismus der Ranken (Fitting 1903, S. 545 ff.), für den Haptotropismus bei Pilzen, und für die mannigfaltigen Reizleitungsvorgänge, die wir aus theoretischen Gründen (vergl. Abschnitt III) bei jedem tropistischen Reizvorgange annehmen müssen, wenn wir das einheitliche harmonische Zusammenarbeiten aller Zellen verstehen wollen.

Aber auch die mannigfaltigen Reizleitungsvorgänge, die durch den Wundreiz ausgelöst werden, lehren durch die Art ihres Ablaufes, dass die Vermittlung nicht an die Gefässbündel gebunden ist: die Ausbreitung der Traumataxis hängt ebensowenig von den Gefässbündeln ab, wie die der Plasmaströmung. Dies geht schon daraus hervor, dass man sie auch beobachten kann, wenn man kein Gefässbündel verletzt hat. Ähnlich scheint es mit manchen der Hemmungen oder Beschleunigungen und der formativen Prozesse zu stehen, die durch Wundreiz in einiger Entfernung von der Wunde ausgelöst werden. Selbstverständlich ist auch in den einzelligen Pflanzen die Reizleitung nicht an Gefässbündel gebunden, da bei ihnen solche völlig fehlen.

Wenn nun auch in allen diesen Fällen die Gefässbündel nicht für die Reizausbreitung massgebend sind, so wäre es doch sehr wohl denkbar, dass die Reizausbreitung in den Gefässbündeln mit grösserer Geschwindigkeit und über weitere Strecken erfolgte als in dem Grundgewebe, da ja, wie er-

[1]) Gegenteilige, aber bedeutungslose Angaben siehe bei Heckel (1874, S. 704).

[2]) Für den Geotropismus der Wurzeln vergl. Czapek 1898, S. 216 ff., vorausgesetzt, dass die Trennung der Perzeptions- und Reaktionszone als exakt bewiesen angesehen werden könnte (vergl. auch Němec 1901 c, S. 133 ff., der demgegenüber aus Versuchen glaubte folgern zu können, dass der geotropische Reiz allein im Plerom geleitet wird).

wähnt, die langgestreckten lebenden Zellen im Gefässbündel durch ihre Form die Reizleitung erleichtern könnten. In der Tat gibt es einige Beispiele, die diese Annahme unterstützen, wenn auch die Mehrzahl der Reizleitungsvorgänge bisher nicht nach dieser Richtung genauer untersucht worden ist. Eine derartige Begünstigung der Reizleitung längs der Gefässbündel ist besonders auffallend für die Auslösung der Plasmaströmung (vergl. Prillieux 1874, S. 750; Keller 1890, S. 17; Hauptfleisch 1892, S. 194 ff.; Kretzschmar 1904, S. 279 ff.), der Traumataxis (vergl. z. B. Němec 1901 c, S. 33 ff.) und der Verlagerung der Chlorophyllkörner (Frank 1872, S. 237 ff.) durch Wundreiz. Sie könnte aber nach den Angaben von Ch. Darwin (1876, S. 227 ff.) auch für die Reiztransmissionen im Blatte von Drosera und nach denen von Batalin (1877, S. 148 ff.) für das Blatt von Dionaea möglicherweise von Bedeutung sein.

Dass andererseits in einigen der Reizleitungsvorgänge, die zu dieser Gruppe gehören, die Gefässbündel nicht an der Reiztransmission beteiligt sind, dafür haben sich bisher keine Anhaltspunkte finden lassen.

Einrichtungen zur Erleichterung der Reizleitung im Grundgewebe. (Fibrilläre Strukturen).

Für viele der erwähnten Reiztransmissionen ist es von vornherein wahrscheinlich, dass die Leitung im Grundgewebe unter aktiver Beteiligung der lebenden Substanz erfolgt. Welche Leitungsvorgänge in dieser Weise zustande kommen, kann erst im VIII. Abschnitte meiner Abhandlung behandelt werden. Aber hier, bei Besprechung der Reizleitungsbahnen, bleibt noch die Frage zu erörtern, ob im Grundgewebe der höheren Pflanzen nicht vielleicht besondere Einrichtungen ausgebildet sind, um die Reizleitungen nach Möglichkeit zu erleichtern. Die Antwort darauf lautet, um das Ergebnis vorwegzunehmen, wenigstens nach den bisherigen Untersuchungen verneinend. Weder sind im Grundgewebe (abgesehen von den Gefässbündeln) besondere Stränge langgestreckter Zellen ausgebildet, die der Reizleitung in besonderem Masse dienen, noch haben sich in den Zellen des Grundgewebes besondere histologische Strukturen („Organellen“) auffinden lassen, die mit der Reizleitung in Beziehung stehen.

Bekanntlich haben ja auf tierphysiologischem Gebiete vornehmlich Max Schultze, Bethe und von Apáthy in den Ganglienzellen Fibrillensysteme aufgefunden, die sich in die Fibrillen der Nervenfasern fortsetzen. Sie nehmen an, dass ausschliesslich diese Fibrillensysteme der Reizleitung dienen. Auf botanischem Gebiete hat neuerdings Němec (1901 c, S. 71 ff.), veranlasst durch diese Entdeckungen, nach solchen fibrillären Strukturen gesucht und behauptet auch, sie im Plerom und Periblem der Wurzelspitzen von Allium Cepa und vielen anderen Gefässpflanzen, sowie im Mesokotyl und in der Coleoptile von Panicum miliaceum gefunden zu haben. Sie sollen sich bei

Vitalfärbung mit Methylenblau[1]) (besonders nach Zusatz einiger Tropfen Ammoniak) und namentlich bei Fixierung mit Pikrineisessig-Schwefelsäure, Flemmingschem Gemisch oder Chromessigsäure sowie Färbung mit Flemmings Dreifarbengemisch und Überfärbung mit Fuchsin S nach 1—2 monatlicher Belichtung leicht nachweisen lassen (1901 c, S. 71 ff.). Nach Němecs Angaben finden sich die Fibrillen in grosser Zahl in Plasmasträngen, welche die Zellen in der Längsrichtung axillär durchziehen, in den aufeinanderfolgenden Zellen genau korrespondieren und meist die Querwände zentrisch berühren (vergl. Fig. 12). Das Plasma der Stränge bilde um jede der homogenen Fibrillen eine feine, aber scharf differenzierte Hülle oder Scheide. Die Fibrillen selbst sollen kontinuierlich von einer Querwand zur anderen verlaufen, direkt bis in die sog. äussere Plasmahaut der Zellen sich erstrecken und in den benachbarten Zellen miteinander korrespondieren. Eine direkte Kontinuität der Fibrillen in den aneinander grenzenden Zellen soll aber nicht bestehen.

Irgend einen experimentellen Beweis dafür, dass die „Fibrillen" tatsächlich mit der Reizleitung in Beziehung stehen, hat Němec aber nicht erbracht. Denn die Angabe, dass die Fibrillen durch äussere Eingriffe, so z. B. durch hohe oder niedrige Temperaturen, durch Chloroform, Ätherdämpfe und durch Wundreiz, desorganisiert werden und dass das Aufhören und Wiedereinsetzen der Reizleitung mit der Degeneration und Regeneration der Fibrillen gleichen Schritt hält (Němec 1901 c, S. 110 ff. u. S. 128 ff.), kann als solcher nicht angesehen werden, da die Desorganisierung der Fibrillen auch der Ausdruck einer tiefgreifenden, vorübergehenden Schädigung der ganzen Zelle ist, mit der der Ausfall der Reiztransmission verkettet sein könnte.

Es lassen sich aber noch ganz andere Bedenken gegen Němecs Angaben geltend machen. Haberlandt (1901 b, S. 569 ff.) hat die Befunde Němecs nachgeprüft und bestreitet mit guten Gründen die Fibrillennatur der „Fibrillen". Beobachtung an lebenden Objekten zeigte ihm, dass die „Fibrillen" nichts anderes sind als Fäden und Lamellen strömenden Plasmas. Dass das strömende Plasma „faserigen Aufbau" hat, wurde schon öfters beobachtet (Literatur bei Haberlandt 1901 b, S. 572 ff.). Auch die fixierten Objekte bestätigten Haberlandts Befund an lebenden Zellen. Němecs Abbildungen sind schematisiert. Das Fibrillensystem ist ein Maschenwerk. Korrespondieren der Fibrillen ist selten und nur Zufall. Deshalb erkennt Haberlandt die Strukturen nicht als reizleitende Organellen an (siehe auch 1901 a, S. 371 ff.). Seine Einwände erhalten um so mehr Gewicht, als „eine Anzahl in den cytologischen Untersuchungsmethoden sehr bewanderter

[1]) In vivo lassen sich die Fibrillen nach Němec (1901, S. 537) am besten in wässeriger 2% Traubenzuckerlösung bei den grossen Pleromzellen der Adventivwurzeln von Aspidium decussatum sehen.

Forscher" (Koernicke 1903, S. 81) ebenfalls nicht imstande war, die Fibrillen Němecs zu finden. Auch ich habe trotz Anwendung der von Němec angegebenen Methoden die Fibrillen weder in den Wurzelspitzen von Vicia faba noch in den Coleoptilen der Gräser gefunden.

Fig. 12.

Fibrillen in den Zellen der Wurzelspitze von Allium Cepa, 0,9 mm vom Vegetationspunkt (Obj. imm. 1/18, komp. Ok. 4). Nach Němec 1901c, Taf. I, Fig. 9.

Haberlandt hat dann weiter (1901a, S. 375 ff.; 1901, S. 149) Pflanzenteile untersucht, bei denen die Reizleitung ganz besonders schnell erfolgt: so die Blätter von Aldrovanda, die Ranken von Cucurbita Pepo und die reizbaren Staubfäden von Opuntia vulgaris, ohne in den Zellen Fibrillen zu finden. Weiter würden in den Organen, in denen Němec Fibrillen gesehen haben will und in denen die Reizleitung ausserordentlich viel langsamer vor sich geht als in den von Haberlandt studierten Pflanzenteilen, die der Längsachse parallelen Fibrillen nur dann als eigentliche Reizleitungsbahnen in Betracht kommen, wenn die Reize in den Organen ausschliesslich oder doch vorzugsweise in der Längsrichtung geleitet würden. Dies anzunehmen liegt aber nach meinen Beobachtungen gar kein Grund vor: Der tropistische Reiz, um den es sich hauptsächlich handelt, wird ebensogut in der Querrichtung wie in der Längsrichtung transmittiert. Deshalb ist auch gar nicht zu verstehen, warum nach Němec die Fibrillen als reizleitende Strukturen nur da vorkommen sollen, wo es sich um die Leitung „polarisierter" (d. h. tropistischer) Reize handelt. Und da nach Němec keine Kontinuität zwischen den Fibrillen benachbarter Zellen bestehen soll, eine solche Kontinuität aber zwischen den Protoplasten benachbarter Zellen durch die Plasmodesmen hergestellt ist, so ist auch gar nicht einzusehen, warum diese Strukturen für die Ausbreitung von Reizen auch nur das allergeringste vor dem übrigen Plasma voraus haben sollten.

Schliesslich aber scheint es mir überhaupt bedenklich, Analogieschlüsse nach den Verhältnissen im tierischen Organismus für die Pflanze zu machen. Denn die Reize werden beim Tier doch meist ausserordentlich viel schneller geleitet als bei der Pflanze. Auch scheint es mir bisher für das Nervensystem keineswegs exakt bewiesen (vergl. dazu z. B. Bethe 1903), dass die Reizleitung im Nerven sich immer nur innerhalb der Fibrillen vollzieht. Nach alledem bedarf es anderer Grundlagen, um behaupten zu können, dass die Reizleitung in lebenden Pflanzenzellen eventuell durch Fibrillen vermittelt wird.

Da, wo sich Plasmastränge mit fibrillären Differenzierungen in Pflanzen-

zellen finden, hat es sehr viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich, dass sie der intrazellulären Reizvermittelung zwischen Zellkern und Plasmakörper dienen (Strasburger 1893, S. 98 ff., Haberlandt 1901a, S. 378, Němec 1901c, S. 146), als dass sie für die Fernleitung von Zelle zu Zelle in Betracht kommen.

Falls die Fernleitung der Reize nicht innerhalb des gesamten Plasmakörpers sollte stattfinden können, etwa deshalb, weil die inneren Schichten in Strömung befindlich sind, so würde in der äusseren, ruhenden Grenzschicht des Plasmakörpers, der sogenannten äusseren Plasmahaut, ein Organ gegeben sein, das infolge seiner Stabilität zur Transmission vorzüglich geeignet wäre. Darauf hat wiederholt und mit Nachdruck Noll (z. B. 1903b) hingewiesen. Doch ist auch diese Annahme weit davon entfernt, exakt durch Versuche bewiesen zu sein (vergl. Fitting 1905, S. 391 ff.).

2. Gruppe. Der Reiz wird nicht im Grundgewebe, sondern nur in den Gefässbündeln geleitet.

Man wird zu dieser Gruppe alle diejenigen Reiztransmissionen rechnen müssen, die nur solange erfolgen, als die Gefässbündel intakt sind, und die durch Einschnitte ins Grundgewebe nicht gehemmt werden. Dieser Typus scheint sehr viel weniger weit verbreitet zu sein als der andere. In dieser Weise wird nach Oliver (1887, S. 247 ff.) der Stossreiz in der Unterlippe (dem „Labellum“) der Blüten von Masdevallia muscosa geleitet.

Als klassisches Beispiel dieses Typus darf aber Mimosa gelten: Das Zusammenklappen der Blättchen infolge einer Verwundung tritt nur dann ein, wenn irgend ein Gefässbündel, sei es nun im Stengel, im Blattstiele, in den Fiederblättchen oder auch in der Wurzel, verletzt wird (vergl. z. B. Dutrochet 1824, S. 69 ff., Pfeffer 1873a, S. 312 ff.), dagegen nicht bei noch so ausgedehnter Verwundung des Grundgewebes. Das gleiche gilt für die entsprechende Reaktion bei Neptunia (Borzì 1899, S. 2 ff. und nach eigenen Beobachtungen) und Biophytum (Haberlandt 1898), ferner für die als Folge einer Verwundung eintretende Einkrümmung an Ranken, wie z. B. von Passiflora, Lathyrus und vielen Cucurbitaceen (Fitting 1904). Bei Mimosa lässt sich diese Tatsache ganz besonders anschaulich erweisen: Durchtrennt man nämlich nur ein Gefässbündel, z. B. im Blattstiele, so klappen (hauptsächlich: Pfeffer 1873a, S. 324, Haberlandt 1890, S. 74; nur: Fitting 1904, S. 518, vergl. auch Meyen 1839, S. 527 ff.) die Blättchen derjenigen Fiederstrahlen zusammen, deren Gefässbündel mit dem verletzten in Verbindung stehen. Ähnliches gilt für weniger empfindliche Pflanzen bei Durchschneidung einiger Stengelgefässbündel (Pfeffer 1873a, S. 322).

Selbstverständlich liegt es nach der Feststellung der Tatsache, dass bei Mimosa und Biophytum (und ähnlichen Pflanzen) die Reiztransmission nach einer Verwundung hauptsächlich in den Gefässbündeln erfolgt, nahe, an-

zunehmen (Pfeffer 1873a, S. 309), dass auch die Reizleitung, die nach der Berührung eines Fiederblättchen-Polsters im Blatte erfolgt, hauptsächlich in den Gefässbündeln stattfindet. In der Tat tut dies Haberlandt (1890), der sich in neuerer Zeit hauptsächlich mit diesem Problem beschäftigt hat, während Pfeffer (1873a, S. 308) auf die Möglichkeit hinwies, dass die letztere Reiztransmission in ganz anderer Weise zustande kommt. Näher untersucht wurde diese Frage bisher nicht.

Wenn es sonach für den Verwundungsreiz erwiesen, für den Stossreiz sehr wahrscheinlich ist, dass die Reizleitung bei diesen Pflanzen über grössere Strecken nur durch die Vermittelung der Gefässbündel (oder der sie direkt umhüllenden langgestreckten Parenchymzellen) erfolgen kann, so darf doch nicht übersehen werden, dass, innerhalb der Reaktionszone selbst, zur Auslösung der Reaktion, irgend eine Reizleitung auch vom Gefässbündel in das umliegende Grundparenchym erfolgen muss, da das Grundparenchym es ist, in dem die Reaktion abläuft.

Da nun das Gefässbündel eine ganze Anzahl von Zellen verschiedener Art enthält, so bleibt noch die wichtige Frage zu entscheiden, welche Zellen des Bündels es denn sind, in denen die Leitung des Reizes vor sich geht[1]). Die älteren Forscher wie (Dutrochet)[2]), Meyen (1839, S, 520) und namentlich Brücke (1848, S. 444 ff.) (vergl. auch Sachs 1865, S. 482 ff. und den historischen Abschnitt bei Haberlandt 1890, S. 3 ff.) glaubten, ohne freilich exakte Beweise dafür zu erbringen, dass es die toten Elemente des Gefässbündels, die Gefässe, seien, in denen der Reiz geleitet werde, indem man annahm, dass die Reiztransmission nicht durch Vermittelung lebender Zellen, sondern durch die Druckschwankungen des Gefässwassers bedingt werde. In der Tat beobachtete Meyen, dass der Wundreiz bei Mimosa nur dann geleitet wird, wenn der Schnitt in dem Stengel oder in dem Blattstiel so lange vertieft wird, bis er den Holzkörper erreicht hat und ein Flüssigkeitstropfen aus der Wunde herausschiesst, von dem Meyen annahm, dass er den Gefässen entstammte. Doch wies schon Haberlandt (1890, S. 4 ff.) darauf hin, dass Meyens Kenntnisse des Gefässbündelbaues nicht so korrekt waren, dass diese Annahme als berechtigt erscheinen könnte.

In der Tat konnte Pfeffer zeigen (1873a, S. 313 ff.), dass eine Reizfortpflanzung bei Mimosa auch unter Verhältnissen zustande kommt, wo eine Kommunikation durch offene Röhren, wie sie bei den Gefässen vorkommt, überhaupt nicht möglich ist. So rufen Einschnitte in einen Blatt-

[1]) Für das Labellum von Masdevallia nimmt Oliver (1887, S. 249 ff.) an, dass der Reiz in den lebenden Zellen der Gefässbündelscheide geleitet werde, ohne dies freilich bewiesen zu haben.

[2]) Dutrochets Standpunkt ist nicht so klar, wie es nach den Zitaten in der Literatur scheinen könnte. 1824, S. 73 ff. sagt er, dass nicht die Tracheen für die Reizleitung in Betracht kommen können, sondern nur die „tubes corpusculifères". 1837, S. 548 hält er die ganze Frage nach den eigentlichen Reizleitungsbahnen noch für sehr wenig geklärt.

stiel an sehr empfindlichen Objekten eine Reizung der Gelenke opponiert stehender Blattstiele hervor, obgleich die Gefässteile der aus dem Zweig in die Blattstiele ausbiegenden Gefässbündel in keiner Weise in Verbindung stehen. Ich selbst habe (Fitting 1904, S. 504 ff.) kürzlich eine ganze Anzahl Versuche mitgeteilt, die ebenfalls die Beteiligung der toten Gefässe und einer Flüssigkeitsbewegung in ihnen (1904 S. 515) an der Reizleitung gänzlich ausschliessen. Da nun Pfeffer (1873a, S. 313 ff.) feststellen konnte, dass bei seinem Versuche eine direkte Verbindung zwischen opponierten Blättern nur durch den aus Bastzellen bestehenden, allseitig geschlossenen Gewebezylinder gebildet wird, der die Holzteile der Gefässbündel aussen umschliesst, so sprach er die Ansicht aus (1873a, S. 314), dass die Reizleitung in diesen allseits geschlossenen, safterfüllten Zellen durch Wasserbewegung in longitudinaler und seitlicher Richtung erfolgen müsse. Weitere Beweise für diese Anschauung brachte er aber nicht bei. Sie bedarf auch infolge von Versuchen von mir (Fitting 1904, S. 508 ff.) insofern einer Einschränkung, als für die Reizleitung im Gefässbündel (wenn man von dem Gefässteil absieht, der, wie schon gezeigt, nicht in Betracht kommt) der ganze Bastring nicht wesentlich sein kann, sondern nur sein innerer Teil, der sog. Siebteil des Bündels, da eine Reizbewegung nicht eintritt, wenn man nur die äusseren — Hartbast- — Schichten des Bastringes verwundet (siehe auch Pfeffer 1873, S. 32). Auch das Hervorquellen des Tropfens ist an die Verletzung des Siebteiles gebunden.

Wenn somit auch feststeht, dass die Reizleitung im Siebteile der Gefässbündel erfolgt, so sind damit doch die Reizleitungsbahnen noch keineswegs präzisiert. Denn an der Zusammensetzung des Siebteiles sind immer noch recht verschiedenartige Zellen beteiligt. Immerhin ist aber insofern viel gewonnen, als sämtliche Zellen im Siebteil lebend sind, wir also sagen können, dass bei Mimosa die Reiztransmission durch Vermittelung lebender Zellen zustande kommen dürfte.

Von Haberlandt (1890) sind nun ganz bestimmte Zellen des Siebteiles als die eigentlichen Reizleitungsbahnen angesprochen worden. Er glaubte nämlich, beweisen zu können, dass der aus der Wunde herausschiessende Flüssigkeitstropfen, den auch er in Verbindung mit den Reizleitungsvorgängen bringt, allein aus eigentümlichen Zügen lebender, nur durch überaus feine Plasmodesmen verbundener Zellen stammt, welche in den Siebteil eingestreut die Gefässbündel in allen oberirdischen Organen der Pflanze und in den Hauptwurzeln der Keimlinge, nicht aber in den Nebenwurzeln begleiten (Haberlandt 1890, S. 16 u. S. 32). Diese lebenden Zellen, die bei anderen Pflanzen nicht vorkommen und die von Haberlandt als Schlauchzellen bezeichnet werden, sollen nun seiner Meinung nach, obwohl sie nicht offen miteinander kommunizieren, das Reizleitungssystem bei Mimosa bilden und eigens für die Reiztransmission bestimmt sein. Die Reizleitung komme durch

die Druckschwankung zustande, die mit dem Austritt des Flüssigkeitstropfens verbunden sei.

Wenn nun auch Haberlandt zweifellos darin Recht hat, dass die Hauptmenge des Flüssigkeitstropfens, der bei der Verwundung eines Gefässbündels hervorquillt, aus diesen Schlauchzellen stammt, so hat er doch weder gezeigt, dass alle Flüssigkeit nur aus diesen Zellen herausschiesst, noch die Funktion der Zellen als Reizleitungssystem durch irgend eine andere Tatsache als ihren anatomischen Nachweis zu stützen vermocht (vergl. dazu Fitting 1904, S. 508 ff.). Schwerwiegende Bedenken machte schon Borzì (1899, S. 2 ff.) gegen Haberlandts Auffassung der Schlauchzellen als Reizleitungszellen geltend, indem er auf die von Dutrochet (1837, S. 274) ermittelte und von ihm bestätigte Tatsache hinwies, dass auch durch Verwundung der Nebenwurzeln, in denen doch nach Haberlandt die reizleitenden Schlauchzellen ganz fehlen, die Reaktion in den Blättern ausgelöst werden kann[1]), und indem er zeigte, dass bei der verwandten Gattung Neptunia eine ganz ähnliche Reizausbreitung wie bei Mimosa vorkommt, ohne dass entsprechende Schlauchzellen im Siebteile der Gefässbündel ausgebildet wären. Mit dieser Beobachtung, die ich durch eigene Untersuchung von Neptunia bestätigen kann, verliert eine von Haberlandt gelegentlich ausgesprochene gegenteilige Vermutung (1890, S. 82 ff.; 1904, S. 555) ihre Bedeutung.

Aber nicht nur bei Neptunia, auch in allen den anderen Fällen, in denen eine ähnlich schnelle Reizleitung wie bei Mimosa nur durch Vermittlung der Gefässbündel beobachtet wurde, so von Haberlandt (1898) bei Biophytum, von mir (Fitting 1904) bei Ranken aus ganz verschiedenen Familien, fehlt ein entsprechendes Zellensystem vollständig.

Somit liegt es jedenfalls sehr nahe, anzunehmen, dass auch bei Mimosa pudica die Schlauchzellen, die bei anderen Arten reichlich Milchsaft enthalten, für die Reizleitung nicht wesentlich oder doch wenigstens nicht die alleinigen Bahnen sind. Ja ich halte es nach dem Befunde bei Neptunia garnicht für unmöglich, dass noch Mimosaarten ohne solche Milchsaftschläuche gefunden werden, bei denen gleichwohl eine Reizleitung besteht. Übrigens ist es von vornherein nicht recht verständlich, warum Mimosa pudica, wie Haberlandt will, als Anpassung ein besonderes reizleitendes

[1]) Haberlandt (1890, S. 62) suchte zwar nachzuweisen, dass die Versuche Dutrochets (1837, S. 274) nicht gegen ihn ins Feld geführt werden könnten. Dutrochet habe erst einige Stunden nach Tötung eines kleinen Teiles des Wurzelsystems mit Schwefelsäure eine Senkung der Blätter beobachtet. Man dürfe also in diesem Falle nicht von einer Reizleitung sprechen. Demgegenüber hebt Borzì „in omaggio alla verità" mit Recht hervor, dass Dutrochet ausdrücklich sagt, er habe die Reaktion in den Blättern sofort („sur le champ") nach dem Begiessen der Wurzeln mit Schwefelsäure beobachtet. Borzì (1899, S. 2 ff.) hat diese Versuche auch so angestellt, dass er die Pflanzen in Nährlösungen zog und die Wurzeln verwundete. Er bemerkt ganz ausdrücklich, dass die verwundeten Wurzeln der Haberlandtschen Schlauchzellen ganz entbehrten.

Zellensystem ausgebildet haben sollte, da man nicht einzusehen vermag, in welcher Hinsicht eine so schnelle Reizleitung für diese Pflanze von auch nur einiger Bedeutung sein könnte.

Auch eigene Versuche Haberlandts (1890, S. 63 ff.) stehen mit seiner Hypothese nicht recht in Einklang. Haberlandt sagt, es sei ihm gelungen, nach Entfernung der Rinde und des Leptoms durch Einschnitte in den Holzteil die Reizleitung über die entrindete Zone zu bewirken. In diesem Falle soll die Transmission in den Gefässen erfolgen. Ich (Fitting 1904, S. 515) habe freilich bei ähnlichen Versuchen keine positiven Resultate erhalten. —

Gleichwohl bleibt Haberlandt das Verdienst, nachdrücklich die Ansicht vertreten zu haben, dass die Reizleitung bei Mimosa nicht in toten, sondern in lebenden Zellen abläuft, wenn er dies auch nur aus dem Vorkommen der Schlauchzellen und aus dem Tropfenaustritt aus der Wunde schloss, aber nicht durch sonstige Versuche erhärtete. Dass in der Tat nur lebende Zellen für die Reizleitung in Betracht kommen, habe ich durch eine Anzahl von Versuchen sehr wahrscheinlich gemacht (Fitting 1904, S. 504 ff.).

Auch bei den von mir untersuchten Ranken kann keine Rede davon sein, dass etwa das Röhrensystem der toten Gefässe als Reizleitungsbahn funktioniert. Wie bei Mimosa dürften auch bei ihnen nur lebende Zellen des Gefässbündels in Betracht kommen (Fitting 1904, S. 488 ff.). Vermutungsweise habe ich (S. 493 ff.) auf die Siebröhren hingewiesen, weil sie die einzigen Zellenzüge sind, in denen eine so schnelle Übermittelung des Impulses nach entfernten Organen, wie sie uns in diesen Fällen tatsächlich entgegentritt, ohne aktive Beteiligung der lebenden Substanz (vergl. dazu den nächsten Abschnitt) möglich wäre.

Welche Zellen in den Gefässbündeln von Neptunia und Biophytum als die Reizleitungswege anzusehen sind, lässt sich vorläufig nicht beurteilen, da entsprechende Untersuchungen fehlen.

B. Reizleitungsbahnen der Innenreize.

Über sie sind wir sehr viel schlechter unterrichtet als über die Reizleitungswege der Aussenreize. Denn es sind kaum die ersten schüchternen Versuche zu ihrer Ermittelung unternommen worden. Infolgedessen ist es auch bis jetzt nicht möglich, die Innenreize in solche einzuteilen, die in den Gefässbündeln, und solche, die auch im Grundgewebe geleitet werden, wenn auch bereits manche Tatsachen dafür sprechen, dass künftig einmal auch für die Innenreize eine solche Zweiteilung wird durchgeführt werden können. Nicht unmöglich, ja aus verschiedenen Gründen sogar wahrscheinlich ist es aber, dass vielleicht diese oder jene Innenbeziehung auf mehreren, vielleicht ganz verschiedenen Bahnen und auf ganz verschiedene Weisen unterhalten wird. Dieser Gesichtspunkt ist jedenfalls bei der Feststellung der Reiz-

leitungsbahnen von Innenreizen stets im Auge zu behalten. Einer tieferen Einsicht könnten sich somit leicht grössere Schwierigkeiten in den Weg stellen.

Es wird deshalb am besten sein, in der Aufzählung des Bekannten der Disposition zu folgen, die dem Abschnitt II meiner Abhandlung zugrunde gelegt wurde.

Bei den Korrelationen zwischen den Teilen der bestäubten Blüten scheinen (Untersuchungen fehlen) die Gefässbündel nicht immer unbedingt zur Vermittelung notwendig zu sein. Denn der durch den Pollen ausgeübte Reiz kann auch durch Gewebeteile sich geltend machen, in denen Gefässbündel nicht ausgebildet sind.

Auf recht verschiedenartigen Bahnen scheinen die Reize geleitet zu werden, durch welche die inneren Beziehungen zwischen den Organen so geändert werden, dass eine Umstimmung der tropistischen Eigenschaften eintritt. Nach Miehe (1902, S. 568 ff.) werden bei Tradescantia die inneren Beziehungen zwischen der Achselknospe eines Blattes und dem nächst unteren Gelenke nur durch die Durchschneidung der Gefässbündel, nicht aber durch einen Einschnitt in das Grundgewebe, sei es nun der Rinde, sei es des Markes, so gestört, dass die geotropische Reaktion in diesem Gelenke gehemmt wird. Sonach kommen diese Beziehungen durch die Gefässbündel zustande.

Dagegen wird bei den Graskeimblättern, z. B. von Avena, nach Rothert (1894, S. 191 ff.) die Empfindlichkeit und das Wachstum der basalen Teile nur durch völlige Trennung der Kontinuität zwischen Basis und Spitze, nicht aber durch die Durchschneidung der Gefässbündel aufgehoben, woraus ersichtlich ist, dass diese Beziehungen zwischen Basis und Spitze durch das Grundgewebe und nicht durch die Gefässbündel unterhalten werden.

Die Korrelation zwischen Haupt- und Seitensprossen bei den Coniferen, welche es verhindert, dass die Seitensprosse sich geotropisch aufrichten, wird nach Errera (1905, S. 30 ff.) durch eine sog. Rindenringelung des Hauptsprosses, d. h. durch die Entfernung der Rinde samt Siebteil der Gefässbündel bis zum Holzkörper, nicht gestört. Aus diesem Versuche, der freilich nur bei einer Pflanze ausgeführt wurde und deshalb kaum als entscheidend anzusehen ist, würde hervorgehen, dass die Korrelation durch das Holz oder das Mark vermittelt wird. Die Vermutung Erreras, dass als Korrelationsbahnen die lebenden Zellen des Markes oder der Markstrahlen in Betracht kämen, da seiner Meinung nach die Veränderung des Wasserstromes in dem Holz nicht massgebend sein kann, ist nur schwer mit der Beobachtung Goebels (1905, S. 394) in Einklang zu bringen, dass bei Fichten das Einknicken des Gipfeltriebes, wodurch dieser Spross nicht abgetötet wird, genügt, um die Aufrichtung der Seitentriebe auszulösen. Dass lebende Zellen samt den Plasmodesmen ausschlaggebend sind, anzunehmen, liegt trotz einiger im ersten Teil meiner Abhandlung mitgeteilter Beobachtungen

Strasburgers (1901, S. 587 ff.) über nachträgliche Ausbildung solcher Plasmaverbindungen bei Pfropfung von Koniferenzweigen auf Koniferenbäume vorläufig kein zwingender Grund vor, wenn auch manches darauf hinweist.

Den Erscheinungen der Polarität lassen sich einige Tatsachen angliedern, die im ersten Teile meiner Abhandlung nicht erwähnt worden sind, weil ihnen erst ganz kürzlich grössere Aufmerksamkeit zugewandt wurde. Es ist eine bekannte Tatsache, dass, solange der Gipfelvegetationspunkt einer Keimpflanze oder sonst eines Sprosses kräftig weiterwächst, die in den Achseln der Blätter gelegenen Vegetationspunkte, die sogen. Achselknospen, nicht austreiben. Wird dagegen der Gipfelvegetationspunkt abgeschnitten oder in seiner Wachstumsfunktion gehemmt, so fangen sofort einige dieser Achselknospen an, auszuwachsen (Mac Callum 1905). In ähnlicher Weise verhindern die an der Basis abgeschnittener Sprossstücke entstehenden Wurzeln, dass weiter spitzenwärts am Spross noch weitere Wurzeln hervorbrechen. Für die Beziehungen, die durch diese Versuche zwischen dem Gipfelvegetationspunkt und den Achselknospen festgestellt sind, können nach Mac Callum die Gefässbündel nicht verantwortlich gemacht werden (1905, S. 241). Denn das Austreiben der Achselknospen tritt nicht ein, wenn man sämtliche Gefässbündel durchschneidet, einen Teil des Grundgewebes aber intakt lässt.

In ähnlicher Weise beobachtete Errera (1905, S. 32), dass bei der Konifere Araucaria eine Rindenringelung des Hauptsprosses genügt, um das Austreiben von Knospen unterhalb der Operationsstelle zu veranlassen, wie sie sonst nach Entfernung des Haupttriebes zum Ersatz auszutreiben pflegen. Die Korrelation, die normalerweise das Austreiben der Knospen hemmt, kann sonach nur durch das Grundgewebe (oder die Siebteile der Gefässbündel) unterhalten werden.

Dagegen soll nach Mac Callum (1905, S. 252) der Einfluss, der „von den Wurzeln ausgeht“ und die Ausbildung anderer Wurzeln oberhalb am Spross verhindert, in den Gefässbündeln vermittelt werden: Werden sie durchschnitten, so brechen oberhalb der Wunde neue Wurzeln hervor. Doch könnten hier die Gefässbündel als Stoffleitungsbahnen von Bedeutung sein.

Welche Bahnen beim Regenerationsvorgang unterbrochen oder gestört sein müssen, damit der Regenerationsprozess ausgelöst wird, ist noch so gut wie unbekannt, soweit nicht eine Unterbindung der Zufuhr von Wasser oder plastischen Bildungsstoffen in Betracht kommt. Von Interesse sind hier nur einige Beobachtungen und Versuche von Simon (1904) und Němec (1905 b) über die Regeneration der Wurzelspitze. Bekanntlich kann die Wurzelspitze nach der Amputation sehr leicht regeneriert werden, vorausgesetzt, dass die Dekapitation nahe der Spitze im Wurzelmeristem vor-

genommen wird. Die Regeneration geht von einer Zellenschicht aus, die als Ausgangspunkt von Neubildungen bei Wurzeln ganz besonders wichtig ist und den Gefässbündelzylinder gegen die Rinde abgrenzt, dem sogen. Pericambium (Simon 1904, S. 116 ff.). Eine Neubildung der Wurzelspitze wird aber auch durch eine genügend grosse Hemmung oder eine gänzliche Unterbrechung des korrelativen Zusammenhanges zwischen den Zellen in der äussersten eigentlichen Wurzelspitze, der sogen. Initialengruppe, und dem übrigen Wurzelmeristem ausgelöst. Dieser korrelative Zusammenhang wird aber merkwürdigerweise nicht durch alle lebenden Zellen des Wurzelquerschnittes, sondern nach Němec (1905b, S. 235 ff.) nur durch die Zellen des Pericambiums vermittelt. Wird die Vermittelung durch eine ungenügende Anzahl dieser Zellen, weniger als die Hälfte des Pericambiumumfanges, unterhalten oder ganz unterbrochen, so werden regenerative Prozesse oberhalb der Schnittwunde ausgelöst.

Die Beziehungen zwischen Blatt und Gefässbündelausbildung, deren Aufhellung wir Jost (1891 u. 1893) verdanken, scheinen durch Reizübermittelung in den Gefässbündelanlagen zustande zu kommen (Jost z. B. 1891, S. 542 ff.).[1])

Durch welche Zellen schliesslich die Wachstumskorrelationen vermittelt werden, lässt sich infolge Mangels entsprechender Untersuchungen noch gar nicht übersehen, ebensowenig, ob das Grundgewebe oder die Gefässbündel hauptsächlich daran beteiligt sind. Doch möchte ich im Hinblick auf die Beobachtungen Rotherts über die Aufhebung des Wachstums in Graskeimlingen (vergl. S. 88) und auf diejenigen Mac Callums über die Beziehungen zwischen Endknospe und Achselknospen (vergl. S. 89) glauben, dass die Gefässbündel für die Wachstumskorrelationen nicht immer massgebend zu sein brauchen.

Was die Wechselbeziehungen zwischen den Teilen der Zelle betrifft, namentlich zwischen Kern und peripherischen Plasmateilen, so lehren ja die Beobachtungen von Townsend (1897a) augenscheinlich, dass sie durch die plasmatische Kontinuität im Plasma selbst unterhalten werden.

Gleiches wird schliesslich anzunehmen sein für alle die zahllosen Reizverkettungen, mit Hilfe deren allein wir die Wechselbeziehungen zwischen den Einzelzellen bei ihrem einheitlichen Zusammenarbeiten während der Reizreaktionen verstehen können (vergl. Abschnitt III).

[1]) Montemartini (1904) hält die Erklärung von Jost nicht für richtig. Er glaubt, dass die Störungen in der Gefässbündelausbildung Folgen eines Wundreizes seien, der sich nur basalwärts fortpflanze (?).

Abschnitt V.

Länge der erregten Strecke und Geschwindigkeit der Reizleitungsvorgänge.

1. Länge der erregten Strecke.

Für sehr viele Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen ist es im Gegensatze zum Tier charakteristisch, dass sich die Transmission nur über ganz kleine Strecken nachweisen lässt.

In den meisten Fällen der Leitung von Aussenreizen nämlich, besonders denen, die nicht ausschliesslich durch die Gefässbündel, sondern auch durch das Grundgewebe vermittelt werden, erfolgt die Reaktion nur bis zu ganz wenigen Millimetern oder Zentimetern Entfernung von der gereizten Stelle: so in den Blättern von Drosera, Dionaea und Aldrovanda, bei den Staubfäden und Griffeln.

Gleiches gilt für fast alle Tropismen: für die Leitung der verschiedenen tropistischen Reize in der Wurzelspitze, für die des haptotropischen Reizes bei den Ranken und bei den Pilzen. Auch die Reaktion auf den phototropischen Reiz erstreckt sich bei den Graskeimlingen nicht über 3—5 cm von der gereizten Stelle.

Ferner breiten sich einige Reaktionen, die durch den Wundreiz ausgelöst werden, nur wenig aus. Die Hemmung tropistischer Reaktionen durch das Trauma ist meist auf mehr oder weniger kleine Zonen beschränkt, z. B. die Hemmung des Haptotropismus der Ranken auf 5—10 mm von der Wundstelle (Fitting 1904, S. 433, S. 448 ff.); die Aufhebung der phototropischen Empfindlichkeit der Keimlinge durch die Spitzendekapitation erstreckt sich nicht immer bis zur Basis der Keimlinge (Rothert 1894, S. 203 ff.): als Rothert bei Avena eine 4 mm lange Zone dekapitierte, krümmte sich ein 5 cm langer Kotyledo noch an der Basis. Bei Brassica Napus-Keimlingen (Rothert 1894, S. 206 ff.) wird die phototropische Empfindlichkeit durch Dekapitation nur in einer ganz kleinen Zone unterhalb der Wundstelle aufgehoben. Auch die traumataktische Umlagerung des Plasmas pflanzt sich meist nur ganz wenig, 1—2 mm, von der Wunde aus fort (0,5—0,8 mm nach Tangl 1884, S. 26; Nestler 1898, S. 721 ff.; 1,6 mm in den Wurzeln von Allium Cepa nach Němec 1901 c, S. 28; 1,8 mm in den Blättern von Tinantia fugax Miehe 1901, S. 128), ausserdem verschieden weit in den verschiedenen Geweben (vergl. Němec 1901 c und Miehe 1901).

Bei den meisten aller dieser Reizleitungsvorgänge ist es aber natürlich sehr schwer, zu sagen, ob die Grenze der Reaktion auch die Grenze der Reizausbreitung anzeigt, da ja eben meistenteils die Reaktionszone sehr beschränkt ist. Es wäre also sehr wohl denkbar, dass der Reiz sich in vielen

Fällen viel weiter von der gereizten Stelle aus fortpflanzt, als wir aus der Reaktion schliessen können. Vielleicht gelingt es später einmal, besondere Reaktionen in den Zellen, z. B. Stoffwechseländerungen, Bildung chemischer Körper u. dergl.[1]), nachzuweisen, die uns über die wahren Grenzen der Reizausbreitung belehren. Wenn also auch die Möglichkeit vorläufig bestehen bleibt, dass sich viele Reize weit über die vorhandene Reaktionszone hinaus ausbreiten, so ist immerhin zu beachten, dass z. B. bei Drosera und Dionaea die Reizung eines Blattes niemals eine Reizreaktion in einem benachbarten, nächst älteren oder jüngeren Blatte auszulösen vermag. Daraus lässt sich aber deshalb noch keine Sicherheit über die Ausbreitungsgrenzen eines Reizes gewinnen, weil es sehr wohl so sein könnte, dass der Reiz sich, wie es tatsächlich bei manchen Reiztransmissionen der Fall ist (vergl. weiter unten), nur einseitig ausbreitet oder dass durch Anpassungen besonderer Art dafür gesorgt wird, dass die Reizzuleitung von einem anderen Blatte keine Reizreaktion auslöst.

Übrigens machen theoretische Betrachtungen die Annahme unabweisbar, dass der Reizleitungsvorgang schliesslich doch, in grösserer oder geringerer Entfernung von der gereizten Stelle, aufhört. In dem Masse nämlich, wie die Erregung mit wachsender Entfernung von der Perzeptionsstelle geringer wird, nehmen die Widerstände, die sich der weiteren Fortleitung entgegenstellen, an Wirksamkeit beständig zu, bis sie schliesslich so gross werden, dass der Reizleitungsvorgang ganz gehemmt wird. Diese Erwägungen lassen aber die Möglichkeit offen, dass vielleicht in einigen Fällen die Reizleitungsgeschwindigkeit erst in einiger Entfernung von der gereizten Stelle ihre maximale Grösse erreicht.

Dass sich aber Reize in der Pflanze sehr viel weiter als bei den bisher besprochenen Reizvorgängen fortpflanzen können, lehrt z. B. die Ausbreitung des phototropischen Reizes in Stengeln und Blattstielen (Rothert 1894) — hier kann die erregte Strecke 10—20 cm betragen —; ferner die des Berührungsreizes bei den Blättern von Mimosa, Neptunia und Biophytum, welche sich über 10 cm grosse Zonen erstrecken kann. Das zeigt ferner die traumatische Plasmaströmung, die sich bei entsprechender Verwundung eines Pflanzenteiles in sämtlichen anderen Pflanzenorganen einstellen kann und die Ausbreitung des „Wundreizes“ bei Mimosa, Biophytum und den Ranken, infolge deren bei Mimosa die sämtlichen Blättchen eines Zweiges oder gar der ganzen Pflanze sich zusammenklappen, bei den Ranken aber die von der Wunde bis zu 20 cm entfernten Spitzenteile sich einzurollen beginnen (Fitting 1904, S. 481 ff.). Auch die Wachstumsbeschleunigung, die infolge einer Verwundung eines Organes oft in anderen Teilen des Pflanzenorganismus eintritt, kann unter Umständen,

[1]) oder auch elektrische Spannungsänderungen. Über die Ausbreitungsgrenzen derselben vergl. Abschnitt VII.

z. B. bei Phaseoluspflanzen (Townsend 1897, S. 528 ff.), sich bis zu 26 cm von der Wundstelle aus bemerkbar machen. Bei manchen dieser Transmissionen sind die Gefässbündel allein oder doch hauptsächlich an der Reizausbreitung beteiligt.

Auch die Reizverkettungen, die auf Innenreizen beruhen, können vielfach Reaktionen in Organen zur Folge haben, welche viele Zentimeter weit von dem primär veränderten oder beeinflussten Teile entfernt sind. Doch sind wir über diese Reizverkettungen noch viel zu schlecht unterrichtet, als dass sich ein Urteil über die Länge der „erregten Strecke" fällen liesse.

Der Einfluss des Kernes, der in der Zellwandbildung durch das Plasma zum Ausdrucke kommt, kann sich bei lebender Kontinuität noch bis zu 3,7 mm Entfernung vom Kern geltend machen (Townsend 1897 a, S. 502). —

Bei ein- und derselben Pflanze scheint die Länge der erregten Strecke, soweit sie nach einer Reizreaktion bemessen werden kann, mit den jeweils obwaltenden Bedingungen veränderlich zu sein. Dies ist leicht verständlich. Sie variiert mit den Aussenbedingungen: je günstiger diese sind, um so weiter pflegt der Reiz geleitet zu werden. Ausserdem aber ist die Reizausbreitung, wie es scheint, meist auch abhängig von der Stärke der Reizung und damit der Erregung. So werden z. B. am Droserablatte bei schwacher Reizung eines Tentakels nur wenige, benachbarte, Tentakeln erregt (Nitschke 1860, S. 245 ff., Ch. Darwin 1876, S. 212). Endlich hängt die Länge der erregten Strecke auch noch ab von dem Orte der Reizung, sei es nun deshalb, weil das Perzeptionsvermögen an verschiedenen Punkten verschieden ist, sei es, weil andere Umstände, wie z. B. einseitiges Reizleitungsvermögen sich geltend machen. Auch hier genüge es in Ermangelung eingehenderer Untersuchungen auf ein Beispiel hinzuweisen: Nach Ch. Darwin (1876, S. 214) werden durch eine Reizung eines zentralen Tentakels des Droserablattes weit mehr andere Tentakeln veranlasst, sich zu krümmen, als durch Reizung eines exzentrischen Tentakels.

2. Geschwindigkeit der Reizleitung.

Ebenso wie die Länge der durch eine Reiztransmission erregten Strecke bei den Pflanzen oft sehr klein ist, soweit die Reizreaktionen ein Urteil zulassen, so scheint auch, nach dem Ablauf der Reaktionen zu urteilen, die Geschwindigkeit der Reizleitung vielfach recht klein zu sein. Doch muss man bei einem solchen Schlusse aus der Geschwindigkeit des Reaktionsbeginnes infolge einer lokalen und von der Reaktionszone entfernten Reizung ganz besonders vorsichtig sein.

Einmal nämlich tritt die Reaktion nach einer Reizung im allgemeinen so schnell ein, wie es für den mit der Reaktion „beabsichtigten" Erfolg nötig ist. Man muss ja stets im Auge behalten, dass die allermeisten Reiz-

reaktionen Anpassungserscheinungen sind, die für den Organismus irgendwelche Funktionen (wie man auch sagt, irgend einen „Zweck") erfüllen. So klappen z. B. die beiden Blatthälften bei Dionaea, der Venusfliegenfalle, nach Reizung der „Fühlborsten" fast momentan (nach Burdon-Sanderson 1877, S. 466 ff. im günstigsten Falle nach 1—2 Sekunden) zusammen, da nur durch eine solche, der Reizung sofort folgende Bewegung ein Insekt gefangen werden kann. Dagegen tritt bei Drosera, auf deren Blättern die Insekten schon durch das klebrige Sekret der Drüsenköpfchen festgehalten werden, die Einwärtskrümmung viel langsamer ein (nach Ch. Darwin 1876, S. 10 u. 22 im günstigsten Falle nach 10 Sekunden) und schreitet auch sehr viel langsamer fort, weil eben eine schnellere Bewegung zum Insektenfang nicht nötig ist. Weiter aber wäre es unrichtig, anzunehmen, dass die Reizreaktion sofort nach der Übermittelung eines Impulses begänne. Selbstverständlich muss vielmehr noch eine gewisse, je nach der Mechanik der Reaktion verschiedene Zeit verstreichen, bis der Reizerfolg sich einstellen kann.

Vorsicht bei der Beurteilung der Reizleitungsgeschwindigkeiten ist aber auch deshalb am Platze, weil es in vielen Fällen infolge der geringen Länge der erregten Zone nicht möglich ist, so vollkommene Methoden wie bei den Nerven der Tiere anzuwenden. Nur selten hat man es bei Pflanzen versucht, nach der bekannten Helmholtzschen Methode Annäherungswerte für die Geschwindigkeit der Reizleitung zu ermitteln. Sehr oft muss man sich, vorausgesetzt, dass eine direkte Reizung der Reaktionszone möglich ist, damit begnügen, einen unteren Wert zu ermitteln, der sich aus der Differenz der Reaktionszeiten bei indirekter Reizung eines von der Reaktionszone entfernten Punktes und bei direkter Reizung der Reaktionszone ergibt. Doch dürfte sich zweifellos die eigentliche Methode von Helmholtz, die darauf hinausläuft, dass die zur Fortleitung des Reizes über eine bestimmte Strecke der Leitungsbahn notwendige Zeit bestimmt wird, für viel mehr Reiztransmissionen bei Pflanzen mit Erfolg anwenden lassen, als es bisher geschehen ist. Übrigens gibt es auch Reizleitungsvorgänge, für deren Leitungsgeschwindigkeit sich nicht einmal Anhaltspunkte gewinnen lassen: wenn nämlich die Reaktionszone und die Perzeptionszone völlig getrennt sind und, wie es alsdann bei Pflanzen der Fall zu sein pflegt, durch keinerlei Reizung der Leitungsbahn zwischen Perzeptions- und Reaktionsorgan der Reaktionseffekt ausgelöst wird, so gibt es bis jetzt keine Methode, um in die Transmissionsgeschwindigkeit einen Einblick zu tun.

Aus dem Gesagten ist zu entnehmen, dass die meisten der bisher ermittelten Werte nur untere Grenzwerte sind, und dass möglicherweise die Reizleitung vielfach weit schneller erfolgt, als diese Werte angeben. Im übrigen wurden bisher alles in allem nicht allzu viele Zahlenwerte ermittelt, aus denen sich etwas für die Reizleitungsgeschwindigkeit entnehmen lässt.

Im Blatte von Dionaea tritt, wie schon erwähnt, nach Burdon-

Sanderson (1877, S. 466 ff.) die Reizbewegung im günstigsten Falle 1—2 Sekunden nach Berührung der Fühlborsten ein: der Reiz braucht demnach zur Ausbreitung über den Teil des Blattes, der zwischen der Bewegungszone und den Borsten gelegen ist und etwa 4—5 mm lang ist, weniger als diese Zeit; d. h. in 1 Sekunde pflanzt sich der Reiz über mehr als 2—5 mm fort. Ähnlich wird wohl die Reizleitungsgeschwindigkeit des Stossreizes in den Blütenteilen (Staubfäden, Narbenlappen und den Unterlippen mancher Orchideenblüten) zu beurteilen sein. In den Blättern von Drosera dauert es im günstigsten Falle 10 Sekunden, bis der Reiz von dem Drüsenköpfchen eines Randtentakels aus die Einkrümmung der Tentakelbasis auslöst. Der Reiz muss während dieser Zeit nach Ch. Darwin (1876, S. 229) eine Strecke von $^1/_{20}$ Zoll Länge (= 1,3 mm) durcheilen. Demnach ist die Reizleitungsgeschwindigkeit im Droseratentakel grösser als 0,13 mm in 1 Sekunde.

Der haptotropische Reiz pflanzt sich in den Ranken von Cyclanthera pedata mindestens um 18 mm in 5 Minuten oder um 3,6 mm in 1 Minute (Fitting 1902, S. 379; 1903, S. 610), bei Berücksichtigung der schrägen Reizleitung wohl um das Doppelte in der gleichen Zeit (Fitting 1903, S. 610) fort, der phototropische Reiz nach den Messungen Rotherts (1894, S. 137) in den Sprossen von Brodiaea congesta mindestens um 2 cm in der Stunde oder 0,3 mm in der Minute, der geotropische Reiz in der Wurzelspitze um 1 mm in 5 Minuten[1]) (Czapek 1898, S. 219).

Für die Hemmungen und Beschleunigungen durch Wundreiz hat sich die Reizleitungsgeschwindigkeit bisher nicht ermitteln lassen. Doch sei erwähnt, dass Townsend (1897, S. 528 ff.) bei Phaseoluspflanzen die Wachstumsbeschleunigung nach 6 Stunden in Pflanzenteilen bemerkte, die 260 mm von der Wunde entfernt waren.

Die Traumataxis breitet sich nach Tangl (1884) bei den Zwiebelschuppen von Allium Cepa in 12—15 Stunden um 0,5 mm, nach Němec (1901 c, S. 24) bei Wurzeln in 15 Minuten um 1,1 mm, nach Miehe (1901, S. 128) bei Blättern von Tinantia fugax in der Stunde um 0,08—0,09 mm aus. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Traumataxis scheint mit der Entfernung von der Wunde bedeutend abzunehmen (Němec 1901 c, S. 32), direkt an der Wundstelle aber äusserst gross zu sein.

Umgekehrt pflanzt sich die durch Wundreiz ausgelöste Plasmaströmung, wie aus den Versuchen Kretzschmars (1904, S. 287 ff.) zu ersehen ist, mit steigender Entfernung von der Wundstelle mit immer grösserer Geschwindigkeit fort. Das zeigen folgende Zahlen, die gleichzeitig ein Urteil über die Reizleitungsgeschwindigkeit erlauben. In einem 12 cm langen, an

[1]) Diese Angabe ist übrigens methodisch sehr anfechtbar: Die Wurzel wurde während der Präsentationszeit gereizt und hierauf dekapitiert. Es trat keine Krümmung ein. Wurde aber 5 Minuten länger gereizt, so erfolgte die Krümmung. Auch wissen wir nicht, ob allein die Wurzelspitze den Reiz perzipiert.

der Basis abgeschnittenen Blatte von Vallisneria war die Strömung bei 15° und einer Reaktionszeit von 8 Minuten nach 18 Minuten 3 cm, nach 23 Minuten 6 cm, nach 26 Minuten 9 cm und nach 28 Minuten 12 cm weit aufwärts fortgeschritten. Die grösste Schnelligkeit kann auch erst im Nachbarblatte erreicht werden. So hatte sich die Strömung in einem an der Spitze verwundeten, 21 cm langen Blatte von Vallisneria bei 23° und einer Reaktionszeit von 3 Minuten nach 7 Minuten 6 cm, nach 10 Minuten 12 cm, nach 12 Minuten 18 cm abwärts, nach 18 Minuten 12 cm, nach 30 Minuten 16 cm im Nachbarblatte aufwärts fortgepflanzt. Daraus ergibt sich für die Reizleitungsgeschwindigkeit im Durchschnitt 1 cm pro 1 Minute oder 0,17 mm pro Sekunde.

Weit grösser als bei den bisher besprochenen Reiztransmissionen ist die Reizleitungsgeschwindigkeit des „Verwundungsreizes" bei Mimosa, bei den Ranken und, wie es scheint, auch bei Biophytum. Nach Dutrochets Beobachtungen (1824, S. 77 ff.) ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Wundreizes bei Mimosa in den Blattstielen gewöhnlich mindestens 8—15 mm pro Sekunde, in dem Stengel 2—3 mm pro Sekunde. Haberlandt (1890, S. 71) gibt für den primären Blattstiel 8,5 mm, für den Stengel 6,5 mm, für das Hypokotyl und die Hauptwurzel der Keimpflanze 0,2—1,3 mm pro Sekunde (bei 22° C.) an. Kleinere Werte für das Blatt erhielt Bert (1870, S. 45 ff.), der einzige Forscher, der sich zur Messung der Reizleitungsgeschwindigkeit bei Mimosa der Helmholtzschen Methode bediente. Bert bestimmte die Zeitdifferenz der Senkung des Blattstielhauptgelenkes bei Verwundung des letzten und bei Verwundung des ersten Blättchens eines sekundären Fiederstrahles und bestimmte danach für den Blattstiel des sekundären Fiederstrahles die Geschwindigkeit zu 2—5 mm pro Sekunde. Doch ist bei allen diesen Zahlen, worauf schon Pfeffer (1873 a, S. 325) hingewiesen hat, zu beachten, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes von verschiedenen Umständen, namentlich aber von der Grösse der Verwundung abhängig ist. So dauerte es z. B. bei Einschnitten in ein Endblättchen eines Fiederstrahles 20 Sekunden, bis der primäre Blattstiel sich senkte, während dies bei Durchschneidung der Spitze der sekundären Blattstiele schon nach 3—4 Sekunden geschah. Die mitgeteilten Werte gelten sonach für einen Modus der Versuchsanordnung, die Art und Stelle der Verwundung.

Verhältnismässig recht langsam scheint der Reiz im Wurzelsystem von Mimosa geleitet zu werden. Nach Verwundung einer Seitenwurzel dauerte es nach Beobachtungen von Borzì (1899, S. 3) 3—5 Minuten, bis das unterste Blatt am Stengel, das 15—20 cm von der Wundstelle entfernt war, die Reizreaktion ausführte. Demnach wurde der Reiz in 1 Minute um 4—5 cm geleitet.

In den Blättern von Biophytum ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Wundreizes nach Haberlandt (1898, S. 37) in der Blattspindel min-

destens 2,5—3 mm pro Sekunde, in dem Mittelnerv eines Fiederblättchens 0,5—1 mm, in den Ranken nach eigenen, mit Helmholtzs Methode ausgeführten Messungen (Fitting 1904, S. 487) 10—20 mm pro Sekunde.

Gleichzeitig lehrten die Beobachtungen an Mimosa, dass die Reizleitungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Teilen der Pflanze recht verschieden gross sein kann. Das dürfte auch für andere Reizarten und bei anderen Pflanzen gelten.

Vergleicht man nun die mitgeteilten Werte der Reizleitungsgeschwindigkeiten mit den Längen der erregten Strecken für die verschiedenartigen Reiztransmissionen, so sieht man, dass diejenigen Reizleitungsvorgänge, bei denen die erregte Strecke besonders lang ist, wie z. B. für den Wundreiz bei Mimosa, bei Biophytum und bei den Ranken, auch mit der grössten Geschwindigkeit ablaufen. Und wenn wir die Reizleitungsbahnen berücksichtigen, so können wir sagen, dass diejenigen Reize mit der grössten Geschwindigkeit im Pflanzenkörper geleitet zu werden scheinen, die nur in den Gefässbündeln transmittiert werden.

Immerhin sind, verglichen mit den Reizleitungsvorgängen in den meisten Nerven und Muskeln[1]) der Tiere, die Reizleitungsgeschwindigkeiten bei den Pflanzen recht klein. Ausgeschlossen ist es aber nicht, dass manche Reize auch in der Pflanze sehr viel schneller geleitet werden, als die mitgeteilten Zahlen angeben. Darauf lassen vielleicht manche Beobachtungen schliessen, die man bei der Reizperzeption über die Empfindlichkeit des pflanzlichen Plasmas gegen äussere Reizanlässe gemacht hat. Während man nämlich früher aus der bei vielen, namentlich tropistischen Reizreaktionen äusserst langen Reaktionszeit (½—2 Stunden) und aus der ebenfalls langen „Präsentationszeit" glaubte schliessen zu können, dass die Empfindlichkeit des Plasmas der Pflanzen recht gering sei und dass der Reizanlass längere Zeit darauf einwirken müsse, bis der Reiz wahrgenommen würde, haben neuere Untersuchungen mit intermittierender Reizung aufs deutlichste gezeigt, dass die zur Wahrnehmung nötige Zeit, die sog. Perzeptionszeit, unmessbar klein ist. So genügten zur Wahrnehmung des Lichtreizes bei Versuchen, die Pfeffer in

[1]) Allerdings gibt es auch Muskeln, bei denen der Unterschied in der Reizleitungsgeschwindigkeit gegenüber der Pflanze nicht allzu gross ist. So pflanzt sich der Reiz im Muskelschlauch des Ureters beim Kaninchen nach Engelmann nur um 20—30 mm pro Sekunde fort. In der Muskulatur des Froschherzens beträgt nach demselben Forscher die Leitungsgeschwindigkeit 10—30 mm in der Sekunde. Ähnliches scheint für die glatte Muskulatur des Darmes vieler Säugetiere zu gelten. (Vergl. Biedermann, Elektrophysiologie 1895, S. 139 ff.) Demgegenüber kann die Reizleitungsgeschwindigkeit in den quergestreiften Muskeln der Warmblüter 5—12 m in der Sekunde betragen. Freilich ist es nicht unmöglich, dass es sich in vielen dieser Fälle nicht um eine muskuläre, sondern um eine nervöse Reizleitung handelt (vergl. dazu z. B. Bethe 1903, S. 111, 122 ff.). Auch sie kann überaus langsam erfolgen: so bei Eledone 40 cm — 1 m pro Sekunde, im Olfactorius des Hechtes 0,06—0,24 m pro Sekunde, ja im Kommissurnerven von Anodonta sogar nur 0,01 m pro Sekunde! (Bethe 1903, S. 321.)

seinem Laboratorium ausführen liess (vergl. Pfeffer 1904, S. 621) die kürzesten Lichtblitze und zur Wahrnehmung des Schwerereizes nach eigenen Beobachtungen (Fitting 1905, S. 291 ff.) ebenfalls äusserst kurze Ablenkungen aus der normalen Ruhelage. Aus diesen Versuchen ist also zu entnehmen, dass der Zeitschwellenwert für die Erregbarkeit des Plasmas bei Pflanzen in vielen Fällen äusserst klein ist, vielleicht ebenso klein wie beim Tier. Diese Beobachtungen legen aber den Gedanken nahe, dass möglicherweise auch die Fortleitung der Erregung in Plasma von der Perzeptionsstelle aus vielfach sehr viel schneller erfolgt, als unsere sehr unvollkommenen Messungen uns vorläufig ermitteln lassen. Vielleicht wird es mit einigem Nachdenken noch gelingen, Methoden zur Entscheidung dieser Frage aufzufinden. Übrigens sprechen auch einige Beobachtungen über die Geschwindigkeit der Ausbreitung der elektrischen Spannungsänderungen nach einer Reizung für diese Auffassung. Man findet sie in Abschnitt VII zusammengestellt. Ja es ist gar nicht ausgeschlossen, dass die Untersuchung dieser elektrischen Erscheinungen noch einmal das wertvollste Hilfsmittel zur Ermittelung der eigentlichen Reizleitungsgeschwindigkeiten wird.

Ebenso wie die Länge der erregten Strecke, so scheint auch die Reizleitungsgeschwindigkeit von sehr verschiedenen Umständen, so von den Aussenbedingungen (vergl. Abschnitt VI), aber besonders auch von der Intensität der Reizung (der Erregung) und von dem Orte der Reizung abhängig zu sein. Auch hierüber fehlen aber eingehendere Studien. Da, wo besondere Reizleitungsbahnen, wie z. B. die Gefässbündel, bestehen, ist es begreiflich, dass die Schnelligkeit der Reizleitung auch durch die Ausbildung dieser Bahnen, ihre Weite und ihre Zahl, sehr beeinflusst werden kann. Dies scheint namentlich bei Mimosa der Fall zu sein: Schon Dutrochet (1824, S. 79 ff.) führte die verschiedene Geschwindigkeit der Reizleitung im Blattstiel und im Stengel darauf zurück, dass der Querschnitt der Gefässbündel im Stengel grösser ist als in den Blattstielen, indem er glaubte annehmen zu dürfen, dass mit dem zunehmenden Durchmesser die Reizleitung an Geschwindigkeit verliere. So einfach scheinen aber doch auch bei Mimosa die Beziehungen nicht zu sein (vergl. dazu auch Haberlandt 1890, S. 67 ff.).

Schliesslich ist, wie leicht zu verstehen, die Transmissionsgeschwindigkeit an verschiedenen Orten desselben Pflanzenkörpers auch eine Funktion der Entfernung eben dieser Orte von der gereizten Stelle. Soweit sich die spärlichen Beobachtungen darüber verallgemeinern lassen, scheint die Geschwindigkeit meistenteils mit Zunahme der Entfernung von der Perzeptionszone abzunehmen (ein solches Dekrement scheint zu bestehen für die Traumataxis vergl. Němec 1901 c, S. 32; für die Reizleitung bei Mimosa Haberlandt 1890, S. 72). Dass aber auch das Gegenteil möglich ist, darauf weisen die schon erwähnten Beobachtungen Kretzschmars (1904, S. 287 ff.) über die durch Wundreiz ausgelöste Plasmaströmung hin.

3. Ungleich schnelle Geschwindigkeit der Reizleitung in verschiedenen Richtungen und einseitiges Leitungsvermögen.

Es ist von sehr grossem Interesse, dass manche Beobachtungen dafür zu sprechen scheinen, dass die Reizleitungen nicht immer gleich schnell und gleich weit nach allen Richtungen von der Perzeptionszone aus oder überhaupt nicht in allen Richtungen, sondern nur in einer Richtung erfolgen. Dass die Reiztransmission manchmal in den Gefässbündelsträngen schneller verläuft als im übrigen Gewebe, darauf wurde ja schon an anderer Stelle hingewiesen (vergl. S. 80) und wahrscheinlich gemacht, dass die Gestalt der Zellen in den Strängen diese Verschiedenheit zur Folge hat.

Eine verschieden schnelle und verschieden weite Ausbreitung von Reizen in verschiedenen Richtungen wurde in folgenden Fällen beobachtet. Sie ist ganz besonders auffällig für einige Reaktionen, die durch Wundreiz ausgelöst werden: so für die Traumataxis. In den Wurzeln von Allium Cepa z. B. pflanzt sich die traumataktische Umlagerung des Plasmakörpers viel schneller akrofugal fort als akropetal (Němec 1901c, S. 43 ff.)[1]). Ausserdem breitet sich der Reiz transversal weit langsamer aus als longitudinal (Němec 1901c, S. 44 ff., S. 66; vergl. auch Nestler 1898, Miehe 1901, S. 128 ff.). Für die grössere Langsamkeit der Reiztransmission in querer Richtung kann aber die grössere Zahl der Zellwände, die vom Reiz durchsetzt werden muss, nach Němec nicht ausschlaggebend sein. Ferner pflanzt sich die durch Wundreiz veranlasste Plasmaströmung bei Verletzung des Parenchyms von Vallisneria oder Elodea oder des Parenchyms im Blattstiel von Hydrocharis akropetal langsamer fort als basipetal (Kretzschmar 1904, S. 293). Auch in transversaler Richtung lässt die Ausbreitung der Plasmaströmung eine bedeutende Verlangsamung erkennen, die ebenfalls, wie es scheint, nicht allein auf die grössere Zahl der zu passierenden Zellwände zurückgeführt werden kann (Kretzschmar 1904, S. 295). Da die Reaktionszeit für die Traumataxis und die Plasmaströmung in allen Zellen ziemlich gleich zu sein scheint, so können diese Differenzen nur auf eine verschiedene Geschwindigkeit der Reiztransmission in den verschiedenen Richtungen zurückgeführt werden[2]).

Aber nicht nur für die Geschwindigkeit der Ausbreitung besteht ein Unterschied zwischen akropetaler und akrofugaler Richtung: Der Reiz pflanzt sich bei unbedeutenden Verletzungen basalwärts auch immer viel weiter fort als spitzenwärts (Beispiele bei Hauptfleisch 1892, S. 196 und Kretzsch-

[1]) In der Epidermis der Zwiebelschuppen von Allium Cepa pflanzt sich dagegen nach Tangl (1884, S. 31) der Reiz nach beiden Seiten gleich schnell fort.

[2]) Ich möchte nicht verfehlen, hier darauf hinzuweisen, dass in neuerer Zeit auch auf tierphysiologischem Gebiete einige Beobachtungen über ungleiche Ausbreitung von Erregungen in Muskeln von L. Asher gemacht wurden (vergl. Biedermann 1902, S. 146 ff.). Im übrigen vergleiche man auch Anm. 3 auf der nächsten Seite.

mar 1904, S. 282 ff.: In einem durch Nadelstiche verletzten Blatte von Vallisneria pflanzte sich der Reiz akropetal um 1,6 cm, basipetal um 5 cm fort; in einem zweiten Blatte 0,5 bezw. 4 cm; im Blattstiele von Hydrocharis 0,6 cm bezw. 1,5 cm)[1]).

Weiter gibt es aber auch Beispiele dafür, dass Reize überhaupt nur in einer Richtung geleitet werden. So breitet sich der Dekapitationswundreiz, der in den Graskeimblättern die Wachstumsintensität vermindert und die phototropische Empfindlichkeit und Krümmungsfähigkeit zeitweilig ganz aufhebt, fast nur basipetal, aber nicht akropetal aus (Rothert 1894, S. 63)[2]). Auch für die phototropische Reizleitung in denselben Pflanzenteilen hat Rothert (1894, S. 63)[2]) nur eine basipetale Ausbreitung ermitteln können. Ebenso soll die sekundäre traumataktische Reaktion, die Němec bei der Traumataxis unterscheidet, nur basalwärts sich fortpflanzen (Němec 1901 c, S. 66).

Wie weit bei denjenigen Tropismen der Wurzel, die durch Zuleitung von der Wurzelspitze her ausgelöst werden können, nur eine basipetale Reiztransmission vorkommt, lässt sich nach den vorliegenden Beobachtungen noch nicht beurteilen. Jedenfalls kann sich der traumatotrope Reiz (Detlefsen 1882, S. 644 und Němec 1905 b, S. 350 ff.) sowohl akrofugal wie akropetal ausbreiten. Gleiches gilt für den rheotropischen Reiz (Newcombe 1902; 1902 a).

Interessante Verschiedenheiten der Reizausbreitung in verschiedenen Richtungen bestehen ferner im Blatte von Drosera. In den randständigen Tentakeln kann der motorische Reiz bloss von dem Drüsenköpfchen zur Basis, nicht aber weiter ins Blatt zu anderen Tentakeln geleitet werden. Von den Tentakeln der Blattfläche vermögen die äusseren Reihen den motorischen Reiz nur zentripetal und seitlich, nicht aber zentrifugal zu leiten (Ch. Darwin 1876, S. 213 ff., S. 229). Ausserdem pflanzt sich der motorische Impuls besser longitudinal als quer im Blatte fort, während er von der Spitze zur Basis und umgekehrt gleich gut transmittiert wird[3]). Die Bevorzugung der longitu-

[1]) Über die ungleiche Ausbreitung desjenigen Wundreizes, der den sog. Harzfluss veranlasst, in longitudinalen Richtungen vergl. man Tschirch (1904, S. 179 ff.) und Beijerinck (1905, S. 366 ff.).

[2]) Die Beobachtungen Rotherts kann ich nach eigenen Versuchen bestätigen.

[3]) Man wird bei diesen Beobachtungen unwillkürlich an die ganz bestimmten Irradiationen im Zentralorgane erinnert, die den Reflexvorgängen beim höheren Tier eigentümlich sind und es bewirken, dass die Reizbewegungen normalerweise streng koordiniert sind (d. h. dass die Gruppen der gleichzeitig erregten motorischen Nervenfasern stets physiologisch zusammengehörig sind). Die Erfolge der Strychninvergiftung: Der Übergang der koordinierten Bewegungen in nicht koordinierte beim Strychninkrampf sowie andere Beobachtungen scheinen nämlich zu beweisen, dass die Wege, welche die Erregung im unvergifteten Zentralorgane einschlägt und durch welche die koordinierten Bewegungen allein ermöglicht werden, nicht deshalb beschränkt sind, weil sie durch eine bestimmte Anordnung des Verlaufes der Nervenfasern im Zentralorgane vorgeschrieben sind, sondern nur aus dem Grunde, weil die Erregung,

dinalen vor der queren Richtung kommt oft dadurch zum Ausdruck, dass durch Reizung der scheibenständigen Tentakeln auf der einen Blatthälfte die andere Hälfte nicht motorisch beeinflusst wird (Roth 1782, S. 60 ff.; Nitschke 1860, S. 232, S. 241; Ch. Darwin 1876, S. 215 ff.). Darwin neigt dazu, anzunehmen, diese letzteren Verschiedenheiten in der Reizleitung ständen in Zusammenhang damit, dass die Zellen im Blatte in longitudinaler Richtung gestreckt seien. Diese Erklärung kann aber nicht für alle Verschiedenheiten genügen. In querer Richtung habe der Reiz viermal so viele Wände zu durchsetzen als in der Längsrichtung. Mit der Gestalt der Zellen soll es auch zusammenhängen, dass der Reiz in den Randtentakeln ganz besonders schnell geleitet wird.

Viel weniger Interesse als die bisherigen Reiztransmissionen, bei denen eine Bevorzugung gewisser Richtungen gegenüber anderen vorkommt, bieten die Reizleitungen, die durch die Gefässbündel vermittelt werden. Bei ihnen wird selbstverständlich die Reizleitung von der Anordnung und dem Verlauf der Gefässbündel abhängen müssen, womit alsdann Verschiedenheiten in dem Ablauf der Reiztransmission nach verschiedenen Richtungen notwendig verknüpft sind. Solche Beobachtungen wurden namentlich an Mimosa gemacht: Ist an einem Exemplar die Reizfortpflanzung weniger energisch nach Verwundung eines Fiederblättchens, so werden nur die weiter unten am Stengel befestigten Blätter motorisch gereizt (Bert 1866, S. 27; Pfeffer 1873a, S. 319), niemals aber eines der oberen Blätter. Dagegen haben Einschnitte in die Gefässbündel der Stengel an genügend beleuchteten, übrigens sehr reizbaren Pflanzen gewöhnlich nur eine Reizung der höher am Zweige stehenden Blätter zur Folge (Pfeffer 1873a, S. 320 ff.). Die Reizfortpflanzung ist also das eine Mal in basifugaler, das andere Mal in basipetaler Richtung am ausgiebigsten. Dass der Reiz bei Mimosa vorzugsweise longitudinal geleitet wird (Dutrochet 1824, S. 81; Meyen 1839, S. 520; Pfeffer 1873a, S. 320 ff.), findet ebenfalls in den Bahnen der Reiztransmission seine Erklärung.

Ob es in gleicher Weise auf die Gefässbündel als die Bahnen der Reizübermittelung zurückzuführen ist, dass die Achselknospe bei Tradescantia nur das geotropische Verhalten des nächst unteren, nicht aber des nächst höheren

---

ohne auf bestimmte Fasern beschränkt zu sein, innerhalb der Nervenzellen des Zentralorgans in bestimmten Richtungen leichter von statten geht als in anderen. Es bestehen gewissermassen „Entladungslinien", längs deren aus unbekannten Ursachen, unabhängig vom Faserverlaufe, das Plasma erregbarer ist oder der Erregungsfortpflanzung geringere Widerstände entgegenstellt als in anderen Richtungen. Diese Entladungslinien sind von teleologischen Gesichtspunkten aus als eine überaus zweckmässige Einrichtung zu bezeichnen. Von grossem Interesse ist es nun, dass sich während des individuellen Lebens neue reflektorische Bewegungskombinationen, also neue „Entladungslinien", ausbilden können. (Vergl. Biedermann, Elektrophysiologie 1895, S. 501 ff., Wundt 1902, S. 89 ff.) Man könnte daran für Pflanzen die Frage knüpfen, ob es in gewissen Fällen vielleicht möglich sei, durch oftmalig wiederholte Reizung die Unterschiede zum Verschwinden zu bringen, die bezüglich der Reizleitung in verschiedenen Richtungen bestehen.

Gelenkes beeinflusst (Miehe 1902), entzieht sich vorläufig ganz der Beurteilung.

Während also die verschieden weite und verschieden schnelle Reizleitung bei Mimosa und anderen Pflanzen, bei denen nur die Gefässbündel die Reiztransmission vermitteln, eben in dem Verlauf dieser Gefässbündel eine genügende Erklärung findet, ist dies nicht der Fall für jene zuerst besprochenen Reizleitungsvorgänge, die durch das Grundgewebe vermittelt werden. Bei ihnen wird man zwar, für einen Teil der beobachteten Differenzen wenigstens, die Gestalt der Zellen, ihre verschiedene Längenausdehnung in verschiedenen Richtungen, wie wir schon sahen, und, falls diese Erklärung etwa, wie es scheint, nicht hinlänglich sein sollte, für die Verschiedenheiten der Reizausbreitung in der Längs- und Querrichtung die verschiedene Zahl der Plasmodesmen in den Längs- und in den Querzellwänden vielleicht mit Erfolg verantwortlich machen können; für die Verschiedenheiten der Reizleitung in longitudinalen Richtungen aber, in basipetaler einer-, in basifugaler andererseits, würden solche Annahmen, wie auf der Hand liegt, nicht ausreichen.

Freilich wird man sich zunächst fragen müssen, ob die entsprechenden Beobachtungen mit Sicherheit auf eine einseitig bevorzugte Reizleitung schliessen lassen. Was man in allen den erwähnten Fällen beobachten kann, ist ja nur das, dass durch die Reiztransmission die Reaktion nur nach einer Seite oder nach einer Seite (basipetal) bevorzugt ausgelöst wird, nicht aber oder weniger schnell und weniger weit nach der anderen (z. B. akropetal). Es wäre also sehr wohl denkbar, dass sich der Reiz zwar gleichsinnig und gleichmässig nach allen Richtungen (basipetal und akropetal) ausbreitet, dass aber die als Anpassung aufzufassende Reaktion nur dann ausgelöst wird, wenn der Reiz von bestimmter Richtung herkommt. Diese Annahme liegt nicht ausserhalb des Bereiches der Möglichkeit. Sehen wir doch z. B., dass die Reaktion in manchen Fällen intensiver oder allein ausgelöst wird, wenn der Reiz von anderer Stelle zugeleitet wird und nicht die Reaktionszone selbst betroffen hat (vergl. meine Ausführungen in Abschnitt III).

Stellt man sich aber auf den anderen Standpunkt, dass diese Beobachtungen auf eine einseitige Reizausbreitung hinweisen — und vieles spricht für diese Auffassung —, so bleibt eine solche selbstverständlich noch zu erklären und, da sich solche Verschiedenheiten der Ausbreitung gerade bei solchen Reizerscheinungen nachweisen lassen, bei welchen die Reizleitung so gut wie sicher durch die lebende Substanz vermittelt wird, festzustellen, wie es kommt, dass der Reiz in den Plasmaverbindungen zwischen Zelle A und B wohl von A nach B, nicht aber, oder doch schlechter und langsamer von B nach A geleitet wird.

An anderer Stelle (Fitting 1903 a) habe ich einmal versucht, diese „polaren" Differenzen mit einer „polaren" Struktur der Zellen in Verbindung

zu bringen, wie sie namentlich bei Transplantationsversuchen (Vöchting 1892) auffällig hervortritt. Bemerkenswerterweise sind solche polaren Differenzen auch für die Stoffwanderung nachgewiesen worden (vergl. z. B. Puriewitsch 1898, S. 47 ff., S. 69 ff.). Ob alle diese polaren Verschiedenheiten auf ein und denselben Ursachen, etwa einer „polaren Struktur" der lebenden Zellsubstanz, oder auf verschiedenen Ursachen beruhen, wissen wir vorläufig nicht. Deshalb ist mit dem Ausdruck Polarität keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsachen gegeben, da wir das Wesen der Erscheinung vorläufig nicht durchschauen können. Jedenfalls lehrt tieferes Nachdenken, dass es vorläufig noch nicht angängig ist, wie ich es a. a. O. (1903 a) tat, die einseitige Reizausbreitung als Stütze der „Zellenpolarität" hinzustellen. Wie weit die Polarität, die sich im Austreiben von Knospen und Wurzeln und bei der Regeneration bemerkbar macht (vergl. Abschnitt II, 3b u. c) auf gleichen oder ähnlichen Ursachen wie die erwähnten polaren Erscheinungen beruht, entzieht sich ebenfalls noch völlig jeder Beurteilung [1]).

Abschnitt VI.

Abhängigkeit der Reizleitungsvorgänge von den Aussenbedingungen.

1. Allgemeines.

Über die Abhängigkeit der Reizleitungsvorgänge von den Aussenbedingungen sind wir bei den Pflanzen erst sehr mangelhaft unterrichtet. Die Untersuchung bietet ja wegen der meist recht kleinen Strecke, über die sich die Reiztransmissionen in nachweisbarer Weise ausbreiten, grosse Schwierigkeiten dar. Aber auch für die kleinere Zahl der Reizleitungen, bei denen die Erregung sich von der Perzeptionsstelle weiter fortpflanzt, liegen nur recht wenige Versuche vor, die sich mit Leichtigkeit noch bedeutend vermehren liessen. Es wäre wünschenswert, dass dies bald geschähe, da die

[1]) Jedenfalls ist so viel sicher, dass ein ungleiches Reizleitungsvermögen nach verschiedenen Richtungen nicht aller lebenden Substanz zukommt. So scheint es derartige Unterschiede nicht bei den Nerven der Tiere zu geben, was um so wunderbarer erscheint, als jeder Nerv in der phylogenetischen und ontogenetischen Entwickelung fast stets einseitig in Anspruch genommen wird, entweder zentripetal oder zentrifugal.

Für niedere tierische Organismen ist hinsichtlich gleicher Befähigung der Reizleitung in entgegengesetzten Richtungen lehrreich ein Versuch von Gruber (1887, S. 94 ff.): Zwei Stentorlängshälften wuchsen verkehrt zusammen. Nach der Verwachsung schlugen die Peristomcilien, die sich nun sowohl am vorderen wie auch am hinteren Ende befanden, durchaus synchron und wurden ganz gleichmässig von Aussenreizen beeinflusst. Daraus geht aber hervor, dass mit der Verwachsung auch neue „Reizleitungsbahnen" zwischen beiden Teilen hergestellt wurden, deren einer Teil normal, deren anderer anomal, verkehrt, orientiert war.

Auch bei Pflanzen gibt es genug Reizleitungsvorgänge, die gleichmässig nach allen Richtungen erfolgen.

Ergebnisse solcher eingehender Versuche für die Beurteilung des Wesens der Reizleitungsvorgänge von grösster Wichtigkeit sein könnten. Bei weitem die meisten Versuche, die über den Einfluss einer Variation der Aussenbedingungen angestellt wurden, beziehen sich auf den gesamten Reizvorgang, aber nicht auf seine einzelnen Teile, so dass es äusserst schwer ist, aus ihnen irgendwelche Schlüsse auf die Beeinflussung gerade der Reiztransmissionen zu ziehen. Das ist bei manchen Angaben zu beachten, die ich in diesem Abschnitte notgedrungen berücksichtigen musste.

Ganz allgemein erlauben die bisherigen Beobachtungen so viel zu sagen, dass die Reizleitungen bei den optimalen Lebensbedingungen und in den lebensfrischesten Pflanzenexemplaren oder -teilen am besten vor sich zu gehen pflegen: die erregte Strecke wird unter solchen Umständen am längsten und die Reizleitungsgeschwindigkeit am grössten. Doch scheint es von dieser Regel Ausnahmen zu geben. So beobachtete Kretzschmar (1904, S. 285), dass junge, lebenskräftige Blätter der Ausbreitung desjenigen Reizes, der die Plasmaströmung auslöst, grösseren Widerstand entgegensetzen als etwas ältere. Ob dies auch für andere durch den Wundreiz ausgelöste Reaktionen, wie z. B. die Traumataxis, gilt, lässt sich jetzt noch nicht beurteilen.

Im übrigen sind aber die verschiedenartigen Reizleitungsvorgänge in recht verschiedener Weise, manche in sehr geringem, andere in sehr hohem Grade, von den Aussenbedingungen abhängig.

2. Reizleitungen, die nur durch die Gefässbündel vermittelt werden.

Zur ersteren Gruppe gehören hauptsächlich diejenigen Reiztransmissionen, die durch die Gefässbündel vermittelt werden. Ihre Abhängigkeit von Aussenumständen ist weitaus am besten bekannt. Dies gilt namentlich für Mimosa. Schon Dutrochet (1824) machte darüber Beobachtungen, freilich nur in recht unvollkommener Weise, indem er den Ablauf der Reaktion verfolgte. So schien ihm die Lufttemperatur keinen Einfluss auf die Transmissionsgeschwindigkeit zu haben (1824, S. 77 ff.), wenn auch der Reiz sich bei 10° über eine geringere Strecke als bei höherer Temperatur fortpflanzt, ebensowenig die Herabsetzung der Beweglichkeit in der Dunkelheit und die eigentliche Dunkelstarre (1824, S. 82 ff.). Da aber die Empfindlichkeit der Gelenke sehr von der Temperatur und von der Beleuchtung abhängt, so sind diese Versuche mit grosser Vorsicht zu beurteilen (Pfeffer 1873 a, S. 326). Den einzig exakten Weg, der zum Ziele führen kann, schlug zum ersten Male Pfeffer (1873 a)[1]) ein, indem er den Einfluss gewisser Aussen-

[1]) Über die Einzelheiten der Methodik unterrichtet Pfeffer (1873 a), Haberlandt (1890, S. 35 ff.) und Fitting (1904, S. 438 ff.). Letzterer verwendete im Anschluss an eine Angabe Czapeks (1897 a S. 141 ff.) zwei Glasröhren, an deren glatten Schnittflächen mit der Feile je zwei kleine, diametral gegenüberliegende, halbkreisförmige Ausschnitte angebracht

umstände, nämlich der Narkotisierung, auf eine kleine Zone der Reizleitungsbahn untersuchte. Da sich der Reiz bei Mimosa über so grosse Strecken ausbreitet, so macht dies keine grossen Schwierigkeiten. In der Folgezeit ist alsdann diese Methode, Aussenumstände nur auf einen kleinen Teil der Reizleitungsbahn einwirken zu lassen, mehrfach mit verschiedenen Variationen bei Mimosa angewendet worden (vergl. Haberlandt 1890; Mac Dougal 1896; Fitting 1904). Folgendes sind die Ergebnisse: Durch lokale Ätherisierung oder Chloroformierung (Pfeffer 1873 a. S. 309), durch lokale ein- bis zweistündige Abkühlung einer 2—3 cm langen Strecke auf 0^0—2^0 (Fitting 1904, S. 502) wird die Reizleitung nicht beeinflusst. Ja sogar durch abgetötete Stengel- und Blattstielteile bis zu 3 cm Länge kann unter Umständen der Reiz noch „geleitet" werden (Haberlandt 1890, S. 35 ff.; Cunningham 1887; 1895, S. 122; Mac Dougal 1895; 1896, S. 296 ff.; Fitting 1904, S. 511 ff.). Es machen sich aber zwischen dem Verhalten der lokal narkotisierten oder abgekühlten Pflanzen und denen, bei welchen ein Teil der Reizleitungsbahnen abgetötet wurde, in der Reiztransmission, wie es scheint, bedeutende Unterschiede geltend, auf die ich hingewiesen habe (1904). Während im ersteren Falle schon ein Einschnitt in ein Fiederblättchen oder eine Durchschneidung eines lebenden Teiles des Blattstieles genügt, um die Reizleitung in basifugaler oder basipetaler Richtung über die narkotisierte oder abgekühlte Strecke zu veranlassen, ist im letzteren Falle eine Reizleitung durch die abgetöteten Zonen stets nur dann zu beobachten, wenn ein Teil der lebenden Blättchen abgesengt oder abgebrüht wird[1]). Diesen Beobachtungen von mir stehen freilich ältere gegenteilige Angaben von Haberlandt (1890, S. 37 ff.) und Mac Dougal (1896, S. 296 ff.) gegenüber.

Mit meinen Beobachtungen stimmt aber die Angabe von Haberlandt (1890, S. 47) überein, dass sich der Stossreiz nicht über abgebrühte Zonen fortpflanzt. Deshalb wäre eine neue, eingehende Untersuchung dieser Frage dringend erwünscht, wobei auch die Differenzen in der Versuchsanordnung berücksichtigt werden müssten.

Ganz ähnlich wie abgetötete Stengel- oder Blattstielteile verhalten sich nach meinen Beobachtungen (Fitting 1904, S. 503, S. 518) auch, wie hier noch erwähnt sein mag, langsam plasmolysierte Pflanzenteile, in denen nachträglich der Turgor wiederhergestellt wurde.

---

waren. Diese Röhren wurden von beiden Seiten an den Pflanzenteil herangebracht und die aufeinandergepassten Schnittflächen mit einem Mantel eines frisch bereiteten Gipsbreies oder Klebwachs umgeben, durch den auch gleichzeitig der Pflanzenteil luftdicht in die Röhre eingekittet wurde. Diese Versuchsanordnung bewährte sich sehr gut.

[1]) Überhaupt ist sehr beachtenswert, dass die Abtötung durch Hitze einen sehr viel intensiveren Reiz darstellt, d. h. die Reizleitung über sehr viel grössere Strecken der Mimosapflanze auslöst, als z. B. Abtötung mit Chloroformwasser oder Durchschneidung des Sprosses. (Vergl. z. B. Haberlandt 1890, S. 562 ff., Fitting 1904, S. 516 ff.).

Ähnlich wie Mimosa scheint sich Biophytum sensitivum zu verhalten. Doch wurde für diese Pflanze bisher nur festgestellt, dass der Reiz auch durch eine 5—10 mm lange, abgetötete Zone eines Fiederstrahles geleitet werden kann (Mac Dougal 1896, S. 297; 1899, S. 297 ff., nachdem Haberlandt 1898, S. 38 das Gegenteil angegeben hatte).

Endlich schliesst sich auch die Leitung des Verwundungsreizes bei den Ranken hier an. Auch bei ihnen (Passiflora coerulea, Actinostemma paniculatum) wird die Reizleitung durch längere lokale Abkühlung einer 1—2 cm langen Zone auf 0°—2° C nicht beeinflusst (Fitting 1904, S. 440 ff.), ebensowenig, wie es scheint, durch Chloroformierung (S. 441). Dagegen war es mir nicht möglich, eine Reizleitung durch abgetötete (S. 439 ff.) und durch langsam oder schnell plasmolysierte und dann wieder turgeszent gemachte (S. 443 ff.) Zonen zu beobachten. Vielleicht wird aber auch dies bei geeigneter Versuchsanordnung noch möglich sein.

3. Reizleitungen, die auch im Grundgewebe stattfinden.

Viel weniger wurde die Abhängigkeit derjenigen Reizleitungsvorgänge von den Aussenbedingungen untersucht, die unabhängig von den Gefässbündeln durch das Grundgewebe vermittelt werden, obwohl z. B. die Leitung des Wundreizes infolge der Länge der erregten Strecke einer Untersuchung gar keine Schwierigkeiten entgegensetzen würde. Unsere Kenntnisse beschränken sich darauf, dass intensives Licht einen fördernden Einfluss auf die Ausbreitung der Plasmaströmung hat (Kretzschmar 1904, S. 285) und dass die Ausbreitung der Strömung auch noch in plasmolysierten Blättern von Vallisneria möglich ist, die mit 15% Rohrzuckerlösung plasmolysiert worden waren (Kretzschmar 1904, S. 298 ff.). Es wäre sehr wünschenswert, dass diese letzteren Versuche weiter fortgeführt würden, namentlich auch unter Berücksichtigung der sehr wichtigen Frage, wie weit die Kontinuität des Plasmas vermittelst der Plasmaverbindungen durch die Plasmolyse unterbrochen wurde. Zweckmässig würde es in solchen zukünftigen Versuchen wohl auch sein, nicht das ganze Blatt, sondern nur eine kleine Zone zu plasmolysieren.

Gar keine Versuche liegen darüber vor, wie die verschiedenen Reizleitungsvorgänge beeinflusst werden, wenn man einen galvanischen Strom durch das leitende Organ hindurchströmen lässt, dasselbe also in „Elektrotonus“ versetzt.

Auch über die Abhängigkeit tropistischer Reizleitungsvorgänge von äusseren Umständen wissen wir fast gar nichts. Wenn Czapek (1898, S. 222) sagt, die Einwirkung äusserer Faktoren auf die Reizleitung des geotropischen Reizes in der Wurzelspitze sei ganz analog derjenigen, die dieselben Umstände auf die geotropische Sensibilität haben, so stützt er diese Angabe nicht durch irgendwie einwandfreie Versuche, selbst wenn wir die unbewiesene

Annahme machen, dass in der Tat der geotropische Reiz von der Wurzelspitze in die Wachstumszone geleitet wird.[1])

Was schliesslich die mannigfaltigen Transmissionen von Innenreizen betrifft, so wissen wir über ihre Abhängigkeit von den Aussenbedingungen überhaupt gar nichts. Dies ist ganz besonders bedauerlich, weil durch entsprechende Untersuchungen höchstwahrscheinlich unser Einblick in das Wesen dieser Innenbeziehungen ganz wesentlich vertieft werden könnte. Zudem lassen die grossen Strecken, über welche diese Innenbeziehungen unterhalten werden, solche Versuche bei einer zweckmässig gewählten Methodik als sehr aussichtsreich erscheinen.

Ich würde mich nicht wundern, wenn solche Untersuchungen unter anderem das Ergebnis hätten, dass auch die Reizleitungsvorgänge der Innenreize in zwei Gruppen geteilt werden können, einmal nämlich in solche, die von den Aussenbedingungen mehr oder weniger unabhängig sind, sodann in solche, die in sehr hohem Masse von äusseren Umständen beeinflusst werden. —

Auch weitere, sehr wichtige Fragen, die hier berührt werden müssen, sind noch nicht näher verfolgt worden, nämlich die, in welcher Weise die Leitung eines Reizes beeinflusst (gehemmt oder verlangsamt) wird, wenn die Pflanzenteile, durch die der Reiz geleitet werden soll, sich infolge einer anderen Reizung schon in einem Erregungszustande befinden, und ob zwei verschiedenartige oder auch gleichartige Reizleitungsvorgänge, ohne sich gegenseitig zu stören, nebeneinander oder gegeneinander ein Organ durchfliessen können. Die Analyse der Reizvorgänge ist im allgemeinen noch nicht so weit gediehen, dass mit Sicherheit die Beeinflussung der Transmissionsvorgänge von der Beeinflussung der Perzeptions- und Reaktionsvorgänge abgetrennt werden könnte. Deshalb lässt sich auf die aufgeworfenen Fragen auch noch keine klare Antwort geben. Jedoch spricht allerdings Manches dafür, dass sich zwei heterogene oder auch gleichartige Reizleitungsvorgänge in einem Organe nebeneinander abspielen können, ohne sich gegenseitig zu benachteiligen und dass auch eine Reiztransmission durch eine andersartige Erregung nicht gehemmt wird. So wurden ja schon im ersten Teile dieser Abhandlung bei Besprechung der durch Wundreiz ausgelösten Hemmungen und Beschleunigungen Fälle erwähnt, wo eine Verwundung in geringerer oder grösserer Entfernung von der verletzten Stelle zwar den Ablauf von Reizvorgängen, nicht aber der Reiztransmissionen beeinflusst. Z. B. hebt die Dekapitation des Kotyledo bei den Graskeimlingen nur die phototropische Empfindlichkeit vorübergehend auf, nicht aber die Befähigung, den phototropischen Reiz zu leiten (Rothert 1894, S. 196; S. 200). Bei Dionaea

[1]) Falls ein Analogieschluss nach dem Verhalten tierischer Nerven erlaubt wäre, so müsste man weit eher erwarten, dass die Erregungsleitung in anderer Weise wie die Sensibilität durch Aussenumstände beeinflusst wird. Jedenfalls lehren uns die Nerven, dass eine solche Möglichkeit bestehen kann. (Vergl. Biedermann Elektrophysiologie 1895, S. 493 ff.)

scheint eine gewisse Beschädigung der einen Blatthälfte wohl das Reaktionsvermögen, nicht aber das Leitungsvermögen des perzipierten Reizes aufzuheben (Balfour 1876, S. 344 ff.). Jedoch soll damit nicht gesagt sein, dass dies immer so sein müsste.

Dass auch diejenigen Reizleitungsvorgänge, die in den Gefässbündeln geleitet werden und in hohem Masse von den Aussenbedingungen unabhängig sind, durch eine andersartige Erregung der zur Leitung dienenden Pflanzenteile nicht beeinflusst werden, kann nicht wundernehmen. Das zeigen ja schon die eingangs dieses Abschnittes mitgeteilten Versuche. Ausserdem wird z. B. weder bei Mimosa, noch bei Biophytum oder den Ranken die Transmission durch eine noch so schwere Verwundung des Grundgewebes irgendwie gehemmt, bei den Ranken auch nicht durch lokale haptotropische Reizung (Fitting 1904, S. 435).

Einwandfreie Beispiele dafür, dass heterogene oder auch gleichartige Reizleitungsvorgänge in einem Organe nebeneinander oder auch gegeneinander ablaufen, lassen sich bis jetzt nicht anführen. Gleichwohl wird man berechtigt sein, solches aus theoretischen Gründen zu fordern. Würde nämlich ein Reizleitungsvorgang den Ablauf aller anderen stören, so könnte durch eine Reiztransmission das harmonische Zusammenarbeiten aller Teile, wie es für den Organismus nötig ist, vorübergehend leicht in zweckwidriger Weise gehemmt werden.

Weiterhin fehlen uns alle Erfahrungen darüber, ob und in welcher Weise ein Reizleitungsvorgang eine zweite gleichartige Transmission in ihrem Ablauf verändert, die kurze Zeit nachher und in gleicher Richtung durch ein Organ hindurchläuft: ob sie mit grösserer oder geringerer Geschwindigkeit und über eine grössere oder eine kleinere Strecke als die erste stattfindet und wie sich ihre Intensität, gleich starke Reizung vorausgesetzt, zur ersten verhält.

So sehen wir denn, wenn wir diesen ganzen Abschnitt überblicken, dass die Mehrzahl der Probleme, die in ihm berührt wurden, noch sehr weit von einer auch nur einigermassen befriedigenden Aufhellung entfernt sind. Weitere Untersuchungen dürften hier überall noch reiche Früchte tragen.

Abschnitt VII.

Elektrische Spannungsänderungen, die einige Reizleitungsvorgänge begleiten.

1. Allgemeines.

Da der Chemismus des Stoffwechsels in den verschiedenen Teilen der Pflanze wie beim Tiere recht grosse Verschiedenheiten nach seiner Qualität und Quantität aufweist, so kann es nicht wundernehmen, dass mit den chemischen Differenzen und Umsetzungen, sowie mit den bestehenden Kon-

zentrationsunterschieden in der Pflanze ebenso wie im tierischen Organismus reichliche Gelegenheit zur Ausbildung elektrischer Spannungen gegeben ist. In der Tat sind elektrische Potentialdifferenzen in vielen Pflanzenteilen nachgewiesen worden. Selbstverständlich würde es den Rahmen meiner Abhandlung überschreiten, wenn ich hier auf die Produktion von Elektrizität in der Pflanze und die Bedingungen ihres Zustandekommens eingehen würde. Auch findet man das Wesentliche darüber in Pfeffers Handbuch (1904, S. 861 ff.) und in der Elektrophysiologie von Biedermann (1895) zusammengestellt.

Unser Interesse muss dagegen hier im höchsten Masse die weitere Beobachtung fesseln, dass vielfach in der Pflanze, ebenfalls in Übereinstimmung mit dem Tiere, infolge irgendwelcher lokaler Reizungen an zwei von der Reizstelle verschieden weit entfernten Punkten vorübergehende Änderungen derjenigen elektrischen Spannungsdifferenzen auftreten, die vor der Reizung dort bestanden. Diese Beobachtung ist deshalb für uns von so grosser Wichtigkeit, weil sie auf irgendwelche Zustandsänderungen hinweist, die von der lokalen Reizung abhängig sind und von der gereizten Stelle aus den einen oder auch die beiden Punkte nacheinander in zeitlicher Folge betreffen, und weil sich mit dieser nachweisbaren Zustandsänderung eventuell Reizleitungsvorgänge erschliessen lassen, die von der gereizten Stelle aus sich über einen kleineren oder grösseren Teil der Pflanze ausbreiten. In der Tat sind denn solche Änderungen der elektrischen Potentialdifferenzen mit einigen der Reiztransmissionen verknüpft, die in meiner Abhandlung bereits von anderen Gesichtspunkten aus behandelt wurden. Von noch grösserer Bedeutung aber sind vielleicht jene Änderungen der elektromotorischen Wirkungen obengenannter Art in Pflanzenteilen, die nicht einen durch sonstige Reaktionen nachweisbaren Reizleitungsvorgang begleiten. Sie erlauben nämlich wahrscheinlich einen Schluss auf neue, bisher noch nicht besprochene Reiztransmissionen, für deren Nachweis uns bisher jedes andere Mittel fehlt, vorausgesetzt natürlich, dass die darauf gerichteten Untersuchungen mit der nötigen Kritik und unter Berücksichtigung aller sonstigen Möglichkeiten zweckentsprechend geleitet werden.

Zum Verständnis der Tragweite dieser Vorgänge, mit denen eine Erzeugung elektromotorischer Kräfte einhergeht, wird es notwendig sein, die entsprechenden Beobachtungen am Nerven und Muskel zu berücksichtigen, deren Hauptergebnisse zunächst in aller Kürze für den Pflanzenphysiologen zusammengestellt seien.

2. Elektrische Spannungsänderungen in Muskeln und Nerven infolge von Reizungen.

A. Muskeln.

Wird ein parallelfaseriger Muskel an einem Ende, sei es vom Nerven aus, sei es irgendwie direkt durch einen Einzelimpuls gereizt, so kontrahiert

er sich bekanntlich nach Ablauf der Latenzzeit zunächst an der gereizten Stelle. Diese Kontraktion pflanzt sich alsdann mit grosser Geschwindigkeit von dem Reizorte durch die ganze Länge des Muskels hindurch fort und zwar so, dass auseinander liegende Punkte nacheinander sich kontrahieren. Je stärker die Reizung, um so kürzer ist die Reaktionszeit und um so weiter pflanzt sich der Reiz fort. Dieser Kontraktionswelle, die über den Muskel läuft, eilt eine Erregungswelle voraus. Die Erregung besteht wohl in irgend einer unbekannten chemischen Veränderung der reizbaren Muskelsubstanz. Sie beginnt an der Reizstelle allen Erfahrungen zufolge unmittelbar im Momente der Reizung, also ohne merkliches Latenzstadium, oder äusserst kurze Zeit später und steigt ebenda ziemlich rasch zu einem Maximum an, um endlich langsamer wieder abzuklingen.

Dieser zunächst zunehmenden, dann abnehmenden chemischen Veränderung der erregbaren Substanz, die am Reizort beginnt und sich von dort durch die Muskelfaser fortpflanzt, geht ein entsprechendes elektrisches Negativwerden der Muskelsubstanz gegenüber den nicht erregten Teilen der Faser parallel. Da nun diese Veränderung, wie gesagt, nicht lokal beschränkt bleibt, sondern sich in der Regel mit messbarer Geschwindigkeit vom Reizorte aus über die ganze Muskelfaser fortpflanzt, aber an der Reizstelle schon längst vor dem Ablaufe der fortschreitenden Erregungswelle wieder abgeklungen ist, so ist, so lange die Erregung sich ausbreitet, ein von der Reizstelle sich fortgesetzt weiter entfernender, kürzerer oder längerer Abschnitt des Muskels gleichzeitig elektrisch negativ und zwar an seinen verschiedenen Punkten in verschiedener Intensität. Diese elektrische Negativität läuft mit anderen Worten in Form einer „Reizwelle“ über den Muskel. Reizwelle und Erregungswelle lassen sich nach den vorliegenden Beobachtungen identifizieren. Dass diese Erregungswelle wenigstens teilweise der Kontraktionswelle des Muskels voranläuft, wird ohne weiteres durch die Tatsache bewiesen, dass die Muskelkontraktion, nicht aber die Reizwelle eine grössere Reaktionszeit hat.

Die elektrischen Spannungsänderungen, die durch die Negativität bedingt werden, lassen sich mit geeigneten Apparaten (z. B. mit Lippmann's Kapillarelektrometer und mit Bernsteins Differential-Rheotom) jederzeit leicht nachweisen. Nimmt man einen unversehrten (stromlosen) Muskel und legt man an zwei beliebigen, aber genügend weit voneinander entfernten Punkten A und B seiner Längsoberfläche unpolarisierbare Elektroden an, die durch einen Draht mit einem dieser Messinstrumente zu einem ableitenden Bogen verbunden sind, so machen sich kurze Zeit nach der Reizung des einen, der Stelle A am nächsten gelegenen Muskelendes in dem ableitenden Bogen nacheinander zwei Ströme bemerkbar. Diese beiden Phasen des sogenannten Aktionsstromes sind einander gerade entgegengerichtet. Die erste, im ableitenden Bogen von B nach A, im Muskel demnach von A nach B

gerichtet, wird während der Zeitspanne nachweisbar sein, während deren die Reizwelle die Stelle A passiert und damit A negativ gegen die noch nicht erregte Stelle B macht; die zweite, im ableitenden Bogen von A nach B, im Muskel folglich entgegengesetzt von B nach A gerichtet, wird sich dagegen geltend machen während der Zeit, während deren die Reizwelle sich in B befindet und damit B negativ gegen den bereits nicht mehr erregten Punkt A macht. Die erste Phase des phasischen „Aktionsstromes" bezeichnet man auch als negative, die zweite als positive Schwankung. Der der zweiten Phase entsprechende Strom im ableitenden Bogen ist stets schwächer als der erste, woraus hervorgeht, dass die Reizwelle bei ihrer Fortpflanzung in der Muskelfaser an Intensität (Höhe) abnimmt.

Bemerkenswert ist es, dass es auch einige Muskeln zu geben scheint, bei denen die erregte Stelle sich nicht negativ, sondern im Gegenteil positiv gegen den übrigen nicht erregten Teil verhält.

B. Nerven.

Am Nerven gibt es keine direkt sichtbare Reaktion (wie die Kontraktion beim Muskel), die es erlaubte, ohne weiteres den reizleitend tätigen Zustand vom reizlosen zu unterscheiden. Nur am Erfolgsorgan (z. B. dem Muskel) lässt sich darüber ein direktes Urteil fällen, vorausgesetzt, dass der Nerv mit ihm verbunden ist. Von um so grösserer Wichtigkeit ist es, dass wiederum das elektromotorische Verhalten eine sichere Entscheidung ermöglicht: Der Nerv verhält sich nämlich elektrisch in ganz gleicher Weise wie der Muskel. Reizt man ihn an irgend einer Stelle durch einen Einzelreiz, so wird der erregte Punkt negativ zu den nicht erregten und diese Negativität pflanzt sich mit grosser Geschwindigkeit nach beiden Seiten von dem Reizort über den ganzen Nerven in Gestalt einer Reizwelle genau wie beim Muskel fort. Auch beim Nerven vergeht zwischen dem Momente der Reizung und dem Beginne der Spannungsänderung an der gereizten Stelle k e i n e merkliche oder nur eine äusserst kurze Zeit. Ferner stimmt, was von grösstem Interesse ist, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizwelle mit der der Erregung überein, so dass die Spannungsänderung einer Nervenstrecke das Indicium ihrer Erregung ist. Wieder besteht der Aktionsstrom aus zwei entgegengerichteten Phasen: einer ersten negativen und einer zweiten positiven Schwankung. Nur folgen beide entsprechend der viel grösseren Leitungsgeschwindigkeit sehr viel schneller aufeinander als beim Muskel.

Gleichgültig ist es beim Muskel wie beim Nerven für den Ausfall des Aktionsstromes, ob er sich vor der Reizung in stromlosem Zustand befindet oder ob bereits elektrische Ströme (Ruheströme) in ihm kreisen. —

Die Beobachtungen über vorübergehende elektrische Spannungsänderungen, die man an Pflanzen infolge von Reizungen gemacht hat, lassen sich nun in vieler Hinsicht an die besprochenen Befunde bei tierischen Prä-

paraten anschliessen. Ich beginne mit denjenigen elektrischen Erscheinungen, die sich beim Ablauf auch anderweitig nachweisbarer Reizvorgänge äussern.

3. Elektrische Spannungsänderungen in Pflanzenteilen, die mit anderweitig nachweisbaren Reizvorgängen verbunden sind.

A. Blatt von Dionaea.

a) Die elektrischen Ströme im ungereizten Blatt.

Das klassische Beispiel dafür ist das Blatt von Dionaea. Die einschlägigen Beobachtungen verdanken wir neben Munk (1876) hauptsächlich Burdon-Sanderson (1873, 1877, 1882, 1882a, 1888, 1889). Beide Forscher haben uns auch zuerst mit den merkwürdigen elektrischen Spannungsdifferenzen im ungereizten Blatte bekannt gemacht, deren Kenntnis natürlich zum Verständnis der elektrischen Vorgänge bei einer Reizung durchaus notwendig ist[1]). Diese Spannungsdifferenzen am ungereizten Blatt lassen sich wie am Nerven oder Muskel mittelst eines aus unpolarisierbaren Elektroden, Draht und Kapillarelektrometer gebildeten ableitenden Bogens leicht nachweisen. Sie sollen hier nicht im einzelnen besprochen werden. Für unseren Zweck genügt es, zu wissen, dass nach Munk symmetrisch gelegene Punkte der Blattfläche meist isoelektrisch sind (1876, S. 37 ff.) und dass die verschiedenen Punkte der Blattoberseite entweder dieselbe Spannung haben wie die entsprechenden Punkte auf der Blattunterseite (was Munk 1876, S. 42 als die Regel bezeichnete) oder aber eine verschiedene Spannung. Nach Burdon-Sanderson (1877, S. 417 ff.; 1882, S. 38 ff.) ist dies sogar meist der Fall. Die Unterseite ist nämlich an Blättern, die zuvor gereizt worden waren, sich aber schon lange wieder geöffnet haben, positiv zur Oberseite. Der Grad der Positivität, die Grösse des Potentials, ist wesentlich abhängig vom physiologischen Zustande des Blattes (vergl. Burdon-Sanderson 1888, S. 447; 1889, S. 4 ff.) und zwar vor allem von vorhergehenden Reizungen: Lässt man z. B. mechanische oder andersartige Reizungen in ziemlich schneller Folge auf ein Blatt einwirken, so nimmt die Positivität der Blattunterseite stets bedeutend zu. Hört man auf, zu reizen, so nimmt nur ganz allmählich der Strom im ableitenden Bogen ab, bis endlich nach längerer Zeit die Blattunterseite negativ zur Oberseite wird, ein Zustand, den man als normal für ein ausgeruhtes Blatt ansehen muss (Sanderson bezeichnet ihn als durch Reizung „nicht modifiziert"). In ihm ist also der Ruhestrom im Blatte aufsteigend. Während aber dieser Umschlag im elektrischen Verhalten der beiden Blattseiten nach einer Reizung nur ganz allmählich erfolgt, tritt ein entgegengesetzter Umschlag bei einer Reizung, wie schon hier erwähnt

[1]) Eine ausführliche Darstellung aller elektrischen Erscheinungen bei Dionaea findet man in Biedermanns Elektrophysiologie 1895, S. 446 ff.

sein mag, plötzlich ein: die zuvor positive Oberseite wird ganz plötzlich negativ gegen die Unterseite, wodurch der Ruhestrom des Blattes wieder längere Zeit, gewissermassen als länger dauernde Nachwirkung der Reizung, absteigend wird (durch Reizung „modifizierter" Zustand). Von grossem Interesse ist die Beobachtung Sandersons, dass bei elektrischer Reizung schon ganz schwache Stromschwankungen, durch die keine sichtbare Spur einer Reizreaktion erfolgt, elektrisch modifizierend wirken. In diesem Falle bleibt die Modifikation lokal, ohne fortgeleitet zu werden, so dass ein Blattflügel oder ein Stück von ihm allein modifiziert sein kann (Burdon-Sanderson 1888, S. 423 ff., S. 430 ff.; 1889, S. 13).

Alle diese elektrischen Spannungen sind Lebenserscheinungen (Munk 1876, S. 43 ff.).

b) Die elektrischen Spannungsänderungen im gereizten Blatt.

Wie schon aus dem eben Mitgeteilten hervorgeht, erfahren die Spannungen des ungereizten Blattes durch eine Reizung merkwürdige Schwankungen. Von ihnen kann man sich, wie Burdon-Sanderson (1873, S. 495 ff.) fand und Munk (1876, S. 128 ff.) bestätigte, am leichtesten dadurch überzeugen, dass man die Elektroden des ableitenden Bogens dem apikalen und dem basalen Ende der Blattfläche, oberseits oder unterseits, anlegt und das Blatt mechanisch oder elektrisch reizt: Stets tritt alsdann eine Doppelschwankung des Elektrometers ein, deren erstere Phase Sanderson als negative Schwankung bezeichnet.

Burdon-Sanderson hat das Verdienst, diese Spannungsänderungen eingehender analysiert zu haben[1]).

Er beobachtete zunächst, dass eine solche Doppelschwankung an ausgeruhten oder durch vorherige Reizungen modifizierten Blättern auch dann auftritt, wenn man von einem und demselben Punkte der einen Blatthälfte so ableitet, dass die eine Elektrode der Blattoberseite, die zweite der Blattunterseite anliegt, und wenn man denselben oder den anderen Blattflügel mechanisch oder elektrisch reizt (vergl. Fig. 14), (Burdon-Sanderson 1889, S. 6 ff.).

Die erste Phase der Schwankung, die äusserst schnell abläuft, ist stets entgegengesetzt gerichtet wie der Ruhestrom, die zweite sehr langsam erfolgende Phase ist gleichgerichtet: Daher wird im ausgeruhten Blatte, bei dem die Oberseite positiv zur Unterseite ist, die Oberseite vorübergehend negativ zur Unterseite; im modifizierten Blatte dagegen, bei dem die Oberseite negativ zur Unterseite ist, die Oberseite vorübergehend positiv zur Unterseite. Die erste Phase beginnt etwa $^1/_{20}$ Sekunde nach der Reizung und erreicht ungefähr $^1/_2$ Sekunde nach der Reizung ihr Maximum. Dann setzt die zweite

[1]) Er bediente sich dazu solcher Blätter, bei denen durch Gipsbandagen die sichtbaren Reizbewegungen der Blattfläche ausgeschlossen waren (vergl. 1882, S. 12).

Phase ein, die 1½ Sekunde nach der Reizung ihren höchsten Wert annimmt (Burdon-Sanderson 1882, S. 28).

Burdon-Sanderson hat nun weiter eine wichtige Tatsache entdeckt, die für uns vor allem von Bedeutung ist, nämlich, dass die phasische elektrische Schwankung zeitlich eine Funktion der Lage des Reizortes ist, mit anderen Worten also Zeit braucht, um sich vom Reizort aus über das Blatt auszubreiten. Das lässt sich leicht beobachten, wenn man die beiden ableitenden Elektroden an symmetrisch gelegene Punkte der Blattober- oder unterseite anlegt, die im ungereizten Zustande des Blattes, wie wir sahen, isolektrisch sind, und nun die eine Blatthälfte, etwa durch einen Öffnungsschlag, reizt (vergl. Fig. 13), (Burdon-Sanderson 1882, S. 36 ff.; 1882 a, S. 491). In diesem Falle beobachtet man stets vorübergehende elektrische Spannungsänderungen: die gereizte Blatthälfte wird zuerst negativ, dann positiv gegen die ungereizte. Wir finden hier also einen ganz ähnlichen phasischen

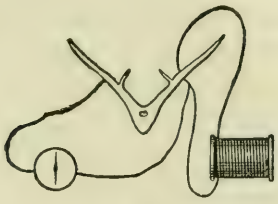

Fig. 13.

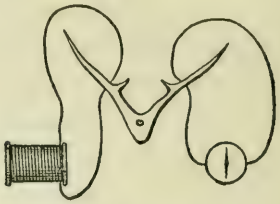

Fig. 14.

Fig. 13. Nach Sanderson 1882, S. 21 Fig. 10 entlehnt aus Biedermann, Elektrophysiologie 1895, S. 458, Fig. 143.

Fig. 14. Nach Sanderson 1882, S. 36, Fig. 13. Entlehnt aus Biedermanns Elektrophysiologie 1895, S. 462, Fig. 147.

Aktionsstrom wie beim Muskel oder Nerven. Burdon-Sanderson zeigte 1889, S. 3), wie auch alle anderen Tatsachen darauf hinweisen, dass die stärker erregten Teile des Dionaeablattes negativ zu den weniger erregten werden.

Wie viel Zeit braucht nun die Veränderung, die dem Auftreten der plötzlichen Spannungsdifferenzen an symmetrischen Blattpunkten zugrunde liegt, um sich über das Blatt auszubreiten? Auch darüber geben Versuche Sandersons (1877, S. 430 ff.; 1882, S. 38 ff.; 1882 a, S. 493 ff.) Aufschluss. Sie wurden so angestellt, dass die Ableitung von ein- und demselben Punkte einer Blatthälfte, nämlich der Oberseite und der Unterseite, erfolgte (vergl. Fig. 14). Die Reizung fand elektrisch statt, und zwar so, dass in der einen Versuchsreihe die Reizelektroden auf der gleichen Blatthälfte oberseits (zu beiden Seiten der ableitenden Elektroden), in der zweiten auf der entgegengesetzten Blatthälfte angelegt wurden. In der ersten Reihe begann die erste Phase der Reizschwankung, des „Aktionsstromes", im Mittel 0,041 Sekunden, in der zweiten

aber 0,073 Sekunden nach der Reizung. Da der Abstand der beiden Reizstellen 6 mm betrug, so ergibt sich für die Veränderung, die sich in dem Aktionsstrom ausspricht, eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 200 mm pro Sekunde bei einer Temperatur von 30—32° C, in dampfgesättigter Luft.

Man wird nicht fehl gehen, wenn man die Ausbreitung dieser Veränderung, die in einem chemischen Vorgange beruhen dürfte, wie beim Muskel und Nerven als einen „vitalen" Vorgang ansieht, die Veränderung selbst als eine durch den Reiz ausgelöste Erregung. Dann würde also die fortschreitende Veränderung als ein Reizleitungsvorgang besonderer Art aufzufassen sein, der vielleicht mit dem die Reizreaktion auslösenden identisch ist, als ein Reizleitungsvorgang, der mit einer für Pflanzen ganz ausserordentlichen Geschwindigkeit abläuft. Leider sind wir bei Dionaea noch nicht in der glücklichen Lage wie beim Nerven, dass wir die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, durch welche die Reizreaktion ausgelöst wird, auf andere Weise ermitteln können. Dies ist auch der Grund, weshalb sich vorderhand nicht exakt feststellen lässt, ob die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Veränderung der Ausbreitungsgeschwindigkeit der Erregung entspricht.

c) Beziehungen der Spannungsänderungen zur Reizreaktion.

Zur Beurteilung der Veränderung, die sich in den Aktionsströmen bemerkbar macht, ist es selbstverständlich von grösster Wichtigkeit, festzustellen, in welcher Beziehung sie zu der sichtbaren Reizreaktion, dem Zusammenklappen des Blattes, steht. Auch diese Frage hat Sanderson zu lösen versucht. Er fand zunächst, dass die Aktionsströme unabhängig sind von den wahrnehmbaren Bewegungen der Blatthälften (1882 a, S. 495 ff.): Sie lassen sich sowohl am offenen, aber durch Fixierung an der Bewegung gehemmten, wie auch am gänzlich geschlossenen Blatte nachweisen, das nach mehrfacher Reizung keine merklichen Bewegungen mehr ausführt. Die erste, besonders auffällige Phase des Stromes läuft unter allen Umständen zeitlich viel früher ab, als die Reizbewegung beginnt (Burdon-Sanderson 1877, S. 429, 433): während die erste Phase des Aktionsstromes nach der ersten halben Sekunde beendigt ist, beginnt die Reizbewegung erst 1—1½ Sekunde nach der Reizung (Burdon-Sanderson 1882, S. 48 ff.). Diese Tatsache zeigt, dass die Spannungsänderung von dem Flüssigkeitsaustritt aus den Zellen, der die Reizbewegung bewirkt, und der damit verbundenen Flüssigkeitsbewegung in den Interzellularräumen unabhängig ist. Die erste Phase des Stromes kann auch schon deshalb nicht mit einer Wasserverschiebung im Innern des Blattes zusammenhängen, weil es nicht denkbar ist, dass eine Wasserverschiebung sich in der kurzen Zeit, die zur Fortpflanzung der Veränderung von der einen Seite des Blattes zur anderen nötig ist, nämlich in weniger als $^1/_{20}$ Sekunde, von dem einen Blattflügel zum anderen ausbreitet (Burdon-Sanderson 1882, S. 55;

1882 a, S. 500; 1888, S. 444 ff.). Zudem werden schon durch ganz schwache Reize, die keine Spur einer sichtbaren Reizreaktion auslösen, die charakteristischen Aktionsströme, wenn auch in schwächerem Masse als durch starke Reize, ausgelöst (Munk 1876, S. 129 ff.; Burdon-Sanderson 1882, S. 38; 1882 a, S. 495). Es wäre von grösstem Interesse, festzustellen, ob durch äussere Einflüsse, welche die Reizreaktion unmöglich machen, stets auch die Aktionsströme aufgehoben werden, was übrigens wenig wahrscheinlich ist, und in welcher Weise die Aktionsströme von Aussenbedingungen abhängig sind.

d) Ursachen der Spannungsänderungen.

Aus allen diesen Gründen ist Burdon-Sanderson der Meinung (1882, S. 55; 1882 a, S. 500; 1888, S. 444 ff.), dass die erste Phase des Aktionsstromes bei Dionaea das sichtbare Zeichen einer explosionsartigen Veränderung des Protoplasmas ist, die durch die Reizung ausgelöst wird. Diese Annahme hat in der Tat die denkbar grösste Wahrscheinlichkeit für sich. Soviel ist jedenfalls klar, dass notwendigerweise irgend eine Veränderung in dem Blatte erfolgen muss, damit eine elektrische Spannungsänderung sich geltend machen kann. Sie könnte physikalischer oder chemischer Natur sein. Nach allen unseren Kenntnissen über das physiologische Verhalten der histologischen Bestandteile der Pflanze ist nun von allen den Teilen, die das Blatt zusammensetzen, allein das Protoplasma befähigt, in so schneller und leichter Weise durch solche Veränderungen auf irgendwelche Reizungen zu antworten.

Auch dürfen wir weiter sagen, dass nach der Beschaffenheit des Plasmas mit grösster Wahrscheinlichkeit die Veränderung, die Anlass zu den Aktionsströmen gibt, chemischer (oder besser: physikalisch-chemischer) Natur ist. Ist dies aber der Fall, so würden sich die elektrischen Spannungsdifferenzen in ungereizten oder gereizten Organismen- (Tier- oder Pflanzen-)teilen vielleicht mit dem Prinzip der Konzentrationsketten erklären lassen, wie es in neuerer Zeit verschiedentlich von Tierphysiologen geschehen ist. Bekanntlich werden überall da, wo in einer Lösung von Elektrolyten eine osmotische Potentialdifferenz besteht, elektromotorische Kräfte wirksam. Nach der Theorie von Nernst findet diese wichtige Tatsache darin ihre Erklärung, dass die Wanderungsgeschwindigkeit der positiv und negativ geladenen Ionen, die durch eine vom Gefälle des osmotischen Druckes herrührende Kraft von Orten höherer zu Orten niederer Konzentration hingeführt werden, meist verschieden ist. Ist z. B. die Wanderungsgeschwindigkeit der positiv geladenen Ionen grösser als die der negativ geladenen, so wird der weniger konzentrierte Teil der Lösung positiv zu dem konzentrierteren werden. Ebenso werden elektromotorische Kräfte infolge von osmotischer Arbeit in Lösungen von Elektrolyten, in denen ein Gefälle des osmotischen Druckes herrscht,

bei gleicher oder ungleicher Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen dann entwickelt, wenn die Lösungen verschiedener Konzentration etwa durch eine semipermeable Membran voneinander getrennt sind, die nur die positiv oder die negativ geladenen Ionen diffundieren lässt (Ostwald 1890, S. 71 ff.).

Mit Hilfe dieser Tatsachen lassen sich die Möglichkeiten der Schaffung elektromotorischer Kräfte am Reizorte im Plasma nach dem Prinzip der Konzentrationsketten ableiten, wenn wir an der sehr wahrscheinlichen Annahme festhalten, dass Änderungen im Plasma Anlass zu den Aktionsströmen geben. Erstens nämlich würde eine elektrische Potentialdifferenz zwischen dem Reizorte und den anderen nicht gereizten Teilen dadurch möglich sein, dass durch den Zerfall oder irgendwelche andere Veränderungen des Plasmas an der gereizten Stelle die Konzentration desselben an Elektrolyten gegenüber den nicht gereizten Teilen sich irgendwie verändert, zweitens allein dadurch, dass Plasmamembranen oder überhaupt Plasmateile, die zwischen dem Plasma der Reizstelle und dem Plasma der nicht gereizten Organteile eingeschaltet sind, infolge der Reizung semipermeabel werden oder dass semipermeable Plasmamembranen entsprechend gleicher Lage infolge der Reizung ihre Semipermeabilität verändern, drittens auch allein dadurch, dass die semipermeable Plasmamembran, welche an der Reizstelle das Plasma nach aussen hin abschliesst („die äussere Plasmamembran"), durch die Reizung ihre Semipermeabilität ändert und schliesslich auch dadurch, dass zwei oder auch alle drei der erwähnten Möglichkeiten sich kombinieren. Welche dieser Möglichkeiten verwirklicht ist, lässt sich leider vorläufig nicht entscheiden und leider auch ebensowenig, ob die bei einer dieser Möglichkeiten nach dem Prinzip der Konzentrationsketten entwickelten elektromotorischen Kräfte irgend wie den wirklich beobachteten und gemessenen entsprechen. Diese letzte Bedingung müsste aber unbedingt erfüllt werden, um in exakter Weise die elektrischen Potentialdifferenzen gereizter Organismenteile mit Hilfe der Konzentrationsketten erklären zu können. Denn das Prinzip der Konzentrationsketten ist nicht das einzige, das unter Annahme von chemischen Veränderungen im Plasma durch eine Reizung zur Erklärung der elektrischen Spannungsänderungen herangezogen werden kann. Auch auf andere Weise kann durch die verschiedensten chemischen Umsetzungen eine Umwandlung von chemischer in elektrische Energie stattfinden. Wenn auch jener Forderung vorläufig nicht genügt werden kann, so hat doch der Versuch einer Zurückführung der elektrischen Erscheinungen an gereizten Organismen auf chemische Veränderungen deshalb sehr viel für sich, weil die dabei in Betracht zu ziehenden Möglichkeiten gerade lauter solche sind, die wir überhaupt, nach allen unseren Kenntnissen, bei den Veränderungen infolge von beliebigen Reizungen im Plasma anzunehmen haben. Mit dieser Hypothese würden also die elektrischen Spannungsänderungen infolge von Reizungen in der Tat ein Ausdruck der Erregung sein. Damit steht aber die Tat-

sache in bestem Einklang, dass nach Ansicht der meisten Forscher im Nerven die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Reizwelle der der Erregungswelle entspricht.

Da es für Pflanzen und Tiere Regel zu sein scheint, dass die gereizte Stelle sich negativ zu den nicht gereizten verhält, so darf man vorderhand jedenfalls soviel sagen, dass die Potentialdifferenz im allgemeinen durch die angestrebte Wanderung positiv geladener Ionen zustande kommt.

Die Hypothese, dass die elektrischen Spannungsänderungen durch die Erregung des Plasmas bedingt werden, würde für das Blatt von Dionaea bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn es gelänge zu zeigen, dass die Spannungsänderungen durch alle die Aussenumstände vergrössert oder verkleinert werden, durch welche die Erregbarkeit des Plasmas vergrössert (wie z. B. optimale Temperatur, manche Gifte) oder vermindert (wie z. B. Kälte, supraoptimale Temperatur, Narkotika) wird. In dieser Hinsicht fehlen uns leider alle Beobachtungen. Nur bei Munk findet man die durch keineswegs hinreichende Versuche gestützte Angabe, dass die elektrischen Spannungen im Blatte von Dionaea „Lebenserscheinungen" seien (1876, S. 43 ff.). —

Einer Erklärung bedürftig ist nun nicht nur die Tatsache, dass im Blatte von Dionaea am Reizorte sofort nach der Reizung eine elektrische Spannungsänderung sich geltend macht, sondern auch, dass eine solche sich von der Reizstelle mit eminenter Geschwindigkeit über Punkte des Blattes ausbreitet, die vom Aussenreize gar nicht direkt betroffen wurden. Man kann diese Tatsache nur mit der Annahme verstehen, dass diejenige durch den Reiz geschaffene Veränderung, welche elektromotorische Kräfte wirksam macht, sich vom Reizorte mit so grosser Geschwindigkeit über das ganze Blatt ausbreitet. Denn überall, wo fern von der Perzeptionsstelle elektromotorische Kräfte infolge einer Reizung durch einen ableitenden Bogen nachgewiesen werden können, sind sie der Ausdruck irgendwelcher sonstiger Veränderungen, die durch den Reiz an dem betreffenden Punkte durch Zuleitung ausgelöst sind. Die ausserordentlich grosse Geschwindigkeit, mit der sich die den Spannungsänderungen zugrunde liegende Reaktion über das Blatt ausbreitet, würde ebenso wie die grosse Geschwindigkeit, mit der die Änderung am Reizorte selbst eintritt, am leichtesten verständlich werden, wenn man annimmt, dass die Ausbreitung der Veränderung im lebenden Protoplasma erfolgt.

Selbstverständlich könnte die Ausbreitung der Veränderung vom Reizorte darauf beruhen, dass die nicht direkt gereizte lebende Substanz eben durch den Kontakt mit der durch den Aussenreiz erregten Substanz auch in den Erregungszustand übergeht. Den Anstoss zu dieser chemischen Veränderung könnte direkt die chemische Veränderung der lebenden Substanz am Reizorte geben, gerade so, wie die entsprechende Veränderung am Reizorte durch den Aussenreiz direkt veranlasst wird. Die Tierphysiologen scheinen demgegenüber, wie mir scheint ohne triftige Gründe, vielfach an-

zunehmen, dass der eigentlich primäre Vorgang bei der Reizleitung in den elektrischen Strömen zu suchen ist, die, infolge der Spannungsänderung am Reizorte, von der Reizstelle auf die übrige lebende Substanz ausstrahlen; erst diese Ströme sollen dann die chemische Veränderung der Erregung nach sich ziehen. Die Pflanzenphysiologen, die gewohnt sind, die Reizleitungsvorgänge ohne die, in vielen Fällen vielleicht gänzlich fehlenden, elektrischen Begleiterscheinungen zu betrachten, werden zweifellos stets der ersten Auffassung den Vorzug geben. Eine solche Fortpflanzung einer plasmatischen Veränderung auf lebenden Bahnen ist aber durch die Plasmaverbindungen, die sich im Dionaeablatte zwischen den Zellen nachweisen lassen (Gardiner 1884 S. 67 und Macfarlane 1892), sehr wohl möglich.

So sehen wir denn, wie eine Beurteilung der elektrischen Spannungsänderungen, die sich infolge von Reizungen am Blatte von Dionaea nachweisen lassen, mit grosser Wahrscheinlichkeit zu der Annahme führt, dass die elektrischen Erscheinungen der Ausdruck einer Erregung und der Fortleitung einer Erregung sind.

Machen wir somit diese Annahme, die aber, wie gesagt, durch weitere Versuche an Dionaeablättern auf ihre Richtigkeit noch weiter geprüft werden müsste, indem wir es aber zunächst unentschieden lassen, ob diese Erregung identisch ist mit derjenigen, welche die sichtbare Reizreaktion auslöst, so hätten wir in der elektrischen Schwankung ein überaus wertvolles Mittel, die Geschwindigkeit der Fortpflanzung einer solchen Änderung (Erregung) bei Pflanzen nachzuweisen. Dieses Mittel wäre um so wertvoller, als es uns möglicherweise gestatten könnte, andere Reizleitungsvorgänge und ihre Geschwindigkeiten zu ermitteln, die der Beobachtung sonst entweder durch Reizreaktionen nur indirekt oder überhaupt ganz unzugänglich sind. Und die für Pflanzen ausserordentlich grosse Geschwindigkeit der Erregungsleitung wäre ein weiterer interessanter Beweis dafür, dass die Reizleitung auch bei den Pflanzen sehr viel schneller erfolgt, als aus den Reizreaktionen zu entnehmen ist, die ja nur als Anpassungen gedeutet werden können (vergl. dazu Abschnitt V).

B. Andere Fälle.

Die Beobachtungen an den Blättern von Dionaea legen die Frage nahe, ob nicht auch andere Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen von ähnlichen elektrischen Spannungsänderungen begleitet werden. Man könnte namentlich dort auf positive Erfolge hoffen, wo die Reiztransmission sich, wie aus anderen Beobachtungen zu entnehmen ist, mit verhältnismässig grosser Geschwindigkeit abspielt. Leider liegen nur ganz wenige, vereinzelte Beobachtungen vor, aus denen sich aber nur wenig entnehmen lässt.

So beobachtete Kunkel (1881, S. 368 ff.; 1882, S. 11 ff.; siehe auch Haake 1892, S. 459; Dubois 1899, S. 924) elektrische Spannungsänderungen

am Blattpolster von Mimosa infolge von mechanischen Reizungen. Als er von der Oberseite des primären Blattstielgelenkpolsters und von einem der beiden Stacheln ableitete, die an der Insertionsstelle des Blattstieles dem Stengel ansitzen, beobachtete er zunächst einen sehr starken Ruhestrom: Der Stachel war meist positiv gegen das Polster. Reizte er nun die Unterseite des Polsters, so traten mehrphasische alternierende Stromschwankungen in dem Augenblicke auf, wo die Reizbewegung des Blattstieles im Gelenke begann. Ob diese Beobachtung des Zeitpunktes richtig ist, scheint mir fraglich. Ein grosser positiver Ausschlag, der auf einen kurzen, entgegengerichteten, kleinen Vorschlag folgt, ist Kunkels Meinung nach (1881, S. 378; 1882, S. 14 ff.) der Ausdruck der Wasserverschiebungen, die während der Reizreaktion im Gelenke stattfinden. Freilich aber ist Kunkel nicht imstande, die komplizierten Stromschwankungen „auf einzelne Phasen prävalierender Wasserverschiebung zurückzuführen“ (Kunkel 1881, S. 378). Ob die Deutung Kunkels glücklich ist, ist auch schon deshalb fraglich, weil Kunkel solche elektrische Schwankungen auch dann nach Berührung der unteren Polsterhälfte beobachten konnte, wenn am Blatt zu Zeiten, wo die Mimosen „schlecht reizbar“ waren, keine oder nur minimale Bewegungen eintraten.

Weiter hat Czapek (1897, S. 517) untersucht, ob nicht mit der geotropischen Reizleitung, die seiner Meinung nach zwischen der Wurzelspitze und der Wachstumszone der Wurzel besteht, elektrische Spannungsänderungen ähnlicher Art wie mit der Erregungsleitung im Muskel und Nerven verbunden sind, doch ohne jeden positiven Erfolg.

4. Elektrische Spannungsänderungen in Pflanzenteilen, die nicht mit anderweitig nachweisbaren Reizvorgängen verbunden sind.

Ob elektrische Spannungsänderungen nach irgendwelchen lokalen Reizungen eines Pflanzenteiles auch dann von der Reizstelle sich ausbreiten, wenn Reizleitungsvorgänge nicht auf andere Weise nachgewiesen werden können, diese Frage wurde bisher nicht zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht. Nur einige gelegentliche Beobachtungen liegen in der Literatur vor, die aber noch keine ganz sichere Entscheidung darüber erlauben, ob wir aus der Ausbreitung solcher elektrischer Spannungsdifferenzen vom Reizorte auf unsichtbare Reizleitungsvorgänge schliessen dürfen. Sollten sie als eindeutig angesehen werden, so würden sie als geeignete Ausgangspunkte für weitere Untersuchungen von grosser Wichtigkeit sein.

A. Elektrische Spannungsänderungen an der Reizstelle.

Die meisten Beobachtungen beziehen sich nur auf solche elektrische Spannungsänderungen, die infolge von irgendwelchen Eingriffen und Reizungen

an der gereizten Stelle selbst sich geltend machen. So beobachteten schon Buff (1854, S. 82), Jürgensen (1861, S. 103 ff.), Hermann (1871, S. 157 ff.), Velten (1876, S. 279 ff.), Kunkel (1881, S. 362 ff.; 1882, S. 5 ff.), Dubois 1899, S. 924), Tompa (1902, S. 125 ff.) und Plowman (1903, S. 102 ff.), dass infolge von Verwundungen die Wundstelle im allgemeinen[1]) elektronegativ wird zu den unverwundeten Teilen des Organs, ferner Kunkel (1881, S. 364; 1882, S. 7 ff.), dass durch mechanische Biegungen an der gebogenen Stelle eine ganz entsprechende Spannungsänderung auftritt, jedoch nur, wenn die Biegung plötzlich erfolgt (vergl. auch die bestätigenden Angaben von Haake 1892, S. 458).

Ferner berichtete Waller mehrfach (1901, 1901 a) in vorläufigen Mitteilungen, denen leider die ausführlichen Arbeiten nicht gefolgt sind, über Untersuchungen, aus denen hervorgeht, dass lokale mechanische, thermische, chemische und elektrische Reizung von Pflanzenteilen den Reizort elektronegativ (wie oben auf den ableitenden Bogen bezogen) zu den nicht gereizten Teilen macht. Die Spannungsänderung bleibt aber aus in hoher und niederer Temperatur und in der Narkose. Ihre Intensität hängt ausser von der „Lebensfrische" des Pflanzenteiles auch von der Grösse des Reizes ab. Je grösser der mechanische Reiz, um so grösser wird die Spannungsänderung. Von grossem Interesse ist aber namentlich die Beobachtung, dass schon eine ganz leichte Berührung einer Bohnenwurzel, die von der Haut des Handrückens kaum wahrgenommen wird, mit einer Borste oder einem Haar, genügt, um ausgesprochene elektrische Ausschläge im ableitenden Bogen zu geben[2]). Plowman (1903, S. 101 ff.) hat bei seinen Objekten diese letzte Angabe freilich nicht bestätigen können; dagegen liegen ähnliche, sehr interessante Beobachtungen von Buchanan für Desmodium vor, die weiter unten noch eingehend besprochen werden sollen. Auch haben die von Waller beobachteten elektrischen Spannungsänderungen Nachwirkungen zur Folge, die sich bei Wiederholung der Reize summieren können. Oftmalige Wiederholung bewirkt Ermüdungserscheinungen. Diese Angaben Wallers haben, wenigstens soweit sie sich auf elektrische Spannungsänderungen infolge von mechanischer Reizung und von Verwundung beziehen, in ganzem Umfange durch eine eingehende Untersuchung von Bose (1902, 1902 a) an sehr verschiedenen Pflanzenteilen Bestätigung gefunden. Bose stellte auch Potentialdifferenzen

[1]) Einige Ausnahmen siehe bei Hermann (1871, S. 158) und Tompa (1902, S. 126). Ranke (1872, S. 183 ff.) behauptet sogar, der Strom sei immer (in der Pflanze) entgegengesetzt, d. h. zur Wundstelle hin, gerichtet. Um dies zu sehen, müsse man nur die Epidermis von dem Versuchsspross abziehen.

[2]) Tompa spricht auf Grund von Versuchen mit ungekeimten Samenkörnern die Ansicht aus (1902, S. 116), die elektrischen Erscheinungen, die man nach lokalen Stössen oder Berührungen wahrnehme, beruhten nicht auf der Auslösung neuer elektrischer Ströme, sondern auf der Veränderung der inneren Widerstände in den Samen. — Doch bedürfte ja auch diese Veränderung wieder einer Erklärung!

fest, als er Pflanzenteile lokal tordierte (1902, S. 282 ff.; 1902a). Plowman dagegen (1903, S. 102 ff.) will wiederum bei seinen Objekten elektrische Spannungsänderungen infolge von heftiger thermischer oder mechanischer Reizung nicht beobachtet haben.

Alle diese Beobachtungen scheinen mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, dass die elektrischen Spannungsänderungen auf physiologischen, durch die Reizung ausgelösten Vorgängen beruhen [1]). Ist dies wirklich so, so sind sie deshalb von grösstem Interesse, weil wir alsdann das Auftreten von elektrischen Potentialdifferenzen als vorläufig einziges Indicium für die hochgradige Empfindlichkeit auch solcher Pflanzenteile gegen die verschiedenartigsten Reizanlässe ansehen dürften, die nicht befähigt sind, irgendwelche sichtbare Reizreaktionen auszuführen.

B. Ausbreitung der Spannungsänderungen von der Reizstelle.

Wie weit nun alle diese Spannungsänderungen lokal auf den Reizort beschränkt bleiben, ob und wie weit sie sich von ihm aus fortpflanzen, lässt sich leider aus den meisten der erwähnten Arbeiten nicht ersehen, da darauf die Aufmerksamkeit nicht gerichtet worden zu sein scheint.

Nur Kunkel (1881, S. 363 ff.; 1882, S. 6) erwähnt, dass die Spannungsänderung, die infolge von Verletzungen an der Reizstelle eintritt, auch dann noch nachweisbar ist, wenn man nicht direkt von der Wundstelle ableitet, sondern wenn man die Elektrode bis zu 5—6 cm von ihr entfernt. Doch zeigen verschiedene Stengel bedeutende quantitative Verschiedenheiten. Sehr saftreiche, frische Pflanzenteile lassen die Potentialdifferenz noch in grösserer Entfernung von der Wundstelle erkennen als weniger lebenskräftige. Auch die Potentialdifferenz, die nach plötzlichen starken Biegungen auftritt, bleibt nicht ganz auf die gebogene Stelle beschränkt (Kunkel 1881, S. 364 ff.; 1882, S. 8 ff.).

Waller dagegen sagt (1901a, S. 26), die Spannungsänderung, die infolge lokaler elektrischer Reizung eintritt, bleibe lokalisiert.

In Anbetracht dieser spärlichen Beobachtungen ist eine kürzlich erschienene Untersuchung von Buchanan (1905) von grösstem Interesse, aus der hervorgeht, dass durch Berührungen im Blatte von Desmodium gyrans sehr auffällige elektrische Spannungsänderungen zunächst an der Reizstelle, hierauf auch in anderen Teilen des Blattes sich einstellen. Diese Spannungsänderungen dürfen aber nicht mit den von Bose (1903, S. 405) entdeckten, ebenfalls sehr auffälligen periodischen Spannungsänderungen

[1]) Kunkel (1881, 1882) glaubte die von ihm beobachteten Spannungsänderungen auf kapillare Wasserbewegung zurückführen zu können. Doch zeigte schon Haake (1892, S. 484 ff.), dass dieser Erklärungsversuch missglückt ist. Auch Plowman (1903, S. 94 ff.) scheint, wenn ich ihn recht verstehe, die elektrischen Erscheinungen bei Reizungen nicht als „physiologische" Vorgänge anzusehen.

verwechselt werden, die in dem Gelenke der zu autonomen periodischen Bewegungen befähigten Fiederblättchen auftreten und diese autonomen Bewegungen begleiten. Buchanan beobachtete nämlich, dass nach Berührung der Fläche oder des Stieles eines der seitlichen Fiederblättchen sich eine elektrische Potentialdifferenz zwischen der Reizstelle und den nicht gereizten Teilen des Hauptblattstieles oder des Endblattes geltend macht, die sich von dem Reizorte in kürzester Zeit über die ungereizten Teile des ganzen Blattes, bis zu einer Entfernung von 3 cm von der gereizten Stelle, ausbreitet. Legt man also an den Hauptblattstiel zwei ableitende Elektroden an, von denen die eine dem gereizten Seitenblättchen näher ist, als die andere, so wird die erstere elektronegativ zur letzteren. Ob der Aktionsstrom aus zwei Phasen besteht, wurde nicht untersucht. Zur Auslösung dieses elektrischen Effektes genügt schon die leiseste Berührung mit einem Kamelhaar. Eine genauere Untersuchung dieser auffälligen Erscheinung wäre dringend erwünscht[1]).

Wie im Blatte von Dionaea, so setzen auch in allen diesen Fällen, wo eine Ausbreitung von Spannungsänderungen vom Reizorte sich nachweisen lässt, die auftretenden Potentialdifferenzen irgendwelche andere — physikalische oder chemische — Veränderungen voraus, die sich von der Reizstelle aus über die ungereizten Pflanzenteile fortpflanzen. Wiederum entsteht die Frage, ob diese Veränderungen und ihre Ausbreitung an die lebende Substanz gekettet sind oder nicht. Wäre dies so, so würden wir auch aus diesen elektrischen Vorgängen auf sonst unsichtbar bleibende Reiztransmissionen schliessen können. Die vorliegenden Beobachtungen erlauben eine Entscheidung nicht. Auch ist Vorsicht bei ihrer Beurteilung schon deshalb am Platze, weil Bose (1902 a) an Metalldrähten infolge von mechanischen „Schlag- oder Drehungsreizen" ganz ähnliche Spannungsänderungen beobachtet haben will, wie an lebenden Tier- und Pflanzenteilen. Auch soll der Einfluss von Giften sich bei Metallen in ganz gleicher Weise wie bei lebenden Organismenteilen geltend machen. Diese seltsamen Beobachtungen bedürften wohl dringend einer kritischen Nachuntersuchung, bei der auch die von Bose nicht berührte Frage zu entscheiden wäre, ob sich an solchen Metalldrähten auch eine Ausbreitung der Spannungsänderungen vom „Reizorte" über nicht „gereizte" Teile wie bei den Organismen nachweisen lässt. Ferner wäre zu untersuchen, ob die Spannungsänderungen in den „gereizten" Metallen in gleicher Weise wie bei den Organismen durch hohe und tiefe Temperaturen, sowie durch Narkotika beeinflusst werden können. Nur in diesem Falle würden ja die Beobachtungen an den Metalldrähten mit denen

[1]) Nach Dubois 1899, S. 924 bleibt ferner bei Mimosa Spegazzinii die Spannungsänderung, die nach Reizung eines Blattstielgelenkes nachweisbar wird, nicht lokalisiert, sondern breitet sich zu beiden Seiten des Gelenkes aus. Auch diese Angabe regt zu weiteren Untersuchungen an.

der lebender Organismenteile vergleichbar sein, während andernfalls die Ähnlichkeit doch nur rein äusserlich wäre.

Wenn man also auch vorläufig sehr vorsichtig bei der Beurteilung aller der erwähnten Spannungsdifferenzen sein muss, die bei Pflanzen infolge von Reizungen auftreten, so scheinen mir doch die wenigen Beobachtungen sehr entwickelungsfähige Keime zu enthalten. Ich bin überzeugt davon, dass eine kritische, sachgemäss geführte Untersuchung dieser elektrischen Phänomene, die von einem geschulten Pflanzenphysiologen in die Hand zu nehmen wäre, noch reiche Früchte auch für die Reizphysiologie tragen wird. Methodische Schwierigkeiten wären dabei wohl kaum noch zu überwinden, da die für solche Untersuchungen notwendigen Apparate seitens der Tierphysiologen in grösster Vollkommenheit ausgearbeitet worden sind.

Abschnitt VIII.

Das Wesen der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen.

1. Allgemeines.

Das Endziel aller Untersuchungen über die Reiztransmissionen kann selbstverständlich kein anderes sein, als das Wesen jedes der Reizleitungsvorgänge nach Möglichkeit aufzuhellen. Zur Erreichung dieses Zieles ist zweierlei anzustreben: nämlich durch richtig geleitete Versuche die Fragestellungen so weit einzuengen, dass ein sicheres Urteil darüber möglich ist, erstens ob der betreffende Reizleitungsvorgang durch diejenigen wissenschaftlichen Bilder richtig dargestellt werden kann, die wir uns auf Grund unserer Erfahrung und der Eigenschaften unseres Geistes von den Gegenständen und Vorgängen der anorganischen Erfahrungswelt in zulässiger, zweckmässiger und richtiger Weise so gemacht haben, „dass die denknotwendigen Folgen der Bilder stets wieder die Bilder seien von den naturnotwendigen Folgen der abgebildeten Gegenstände“[1]) (wie man gewöhnlich zu sagen pflegt, ob der Vorgang „physikalisch-chemisch“ erklärt werden kann) oder ob dies nicht möglich ist; und zweitens, falls ersteres zutrifft, in welcher Weise er durch jene Bilder eindeutig dargestellt werden kann, falls ersteres aber nicht zutreffen sollte[2]), in welcher Weise unsere Vorstellungen von der anorganischen Aussenwelt durch neue Bilder ergänzt werden müssten, um diesen Vorgang der organischen Aussenwelt mit zu umfassen.

Man braucht die bisherigen Leistungen auf dem Gebiete der Reiztransmissionen nur kurz zu überblicken, um zu sehen, wie weit wir noch

[1]) Vergl. Hertz 1894, Einleitung.

[2]) Eine Annahme, von der ich fast glaube, dass sie aus erkenntnistheoretischen Gründen logisch unzulässig ist. Ist dies so, so würde selbstverständlich eine experimentelle Prüfung der Alternative sinnlos sein.

von diesen Zielen entfernt sind. Immerhin haben sie doch schon einige Ergebnisse gezeitigt, die von grosser Wichtigkeit sind. Sie lassen nämlich mit Sicherheit zunächst so viel ersehen, dass die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen offenbar auf verschiedene Weise bewerkstelligt werden. Sie erlauben uns aber weiter, die im ersten und zweiten Teile meiner Abhandlung besprochenen Reiztransmissionen der Pflanzen in Hinblick auf ihre Verschiedenheiten in einige Gruppen zu teilen, bei deren jeder die Transmissionen in ihrem Wesen der Hauptsache nach übereinstimmen oder doch eine gewisse Ähnlichkeit haben dürften. Damit ist insofern viel gewonnen, als die weitere Forschung voraussichtlich nun für jede dieser Gruppen ihre eigenen Wege wird einschlagen können. Diese Gruppen, die im folgenden gesondert besprochen werden müssen, lassen sich auf Grund der Tatsachen, die in den verschiedenen Abschnitten des zweiten Teiles meiner Abhandlung kritisch zusammengestellt sind, folgendermassen leicht charakterisieren:

I. Gruppe. Die Reizleitung erfolgt in lebenden Zellen. Leitungsbahnen sind nur die Gefässbündel. Die Reizleitung läuft mit einer für Pflanzen sehr grossen Geschwindigkeit und über eine verhältnismässig recht grosse Strecke ab. Sie wird durch Aussenumstände so gut wie gar nicht beeinflusst.

II. Gruppe. Die Reizleitung erfolgt in lebenden Zellen. Die Leitung findet auch durch Vermittelung der Zellen des Grundgewebes statt. Sie läuft, soweit sich dies nachweisen lässt, meist mit geringerer Geschwindigkeit als bei Gruppe I und über eine weit kleinere Strecke ab und scheint von den Aussenbedingungen sehr abhängig zu sein.

Diese zweite Gruppe lässt sich in zwei Untergruppen teilen:

1. Untergruppe: Die Reizleitung löst nicht eine tropistische Reizreaktion aus.

2. Untergruppe: Die Reizleitung löst eine tropistische Reaktion aus.

Da nun aber ein Teil der Korrelationen, die ich in meiner Arbeit zunächst einmal als Reizleitungsvorgänge bezeichnet habe, in ihrem Ablaufe noch nicht näher untersucht wurde, so ist die Frage aufzuwerfen, ob man nicht diesen beiden Hauptgruppen eine dritte gegenüberstellen muss, für die es charakteristisch wäre, dass die Korrelation nicht durch lebende Zellen vermittelt wird. Alle die Wechselbeziehungen, die sich dieser Gruppe zuteilen liessen, würden meiner Meinung nicht weiter zu den Reizleitungsvorgängen zu rechnen sein. Denn es empfiehlt sich nicht, diesen Begriff unnötig weit zu fassen, sondern ihn von vornherein auf diejenigen Vorgänge zu beschränken, die durch lebende Zellen vermittelt werden, unter dem Vorbehalte, ihn, nachdem eine gewisse Einsicht in das Wesen der so als Reiztransmissionen bezeichneten Wechselbeziehungen gewonnen ist, eventuell noch enger zu umgrenzen. Von diesen Gesichtspunkten habe ich mich bei der Zusammenstellung des ersten Teiles meiner Abhandlung leiten lassen, also

von vornherein unter anderem alle die Wechselbeziehungen unberücksichtigt gelassen, bei denen es meiner Meinung nach keinem Zweifel unterliegt, dass sie nicht durch lebende Zellen vermittelt werden.

Der Versuch einer genaueren Begriffsbestimmung der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen wird aber erst dann von Erfolg gekrönt sein, wenn eine Übersicht über das Wenige gegeben ist, das uns bei den vorhin unterschiedenen Gruppen über das Wesen der Reiztransmissionen bekannt ist oder darüber hypothetisch geäussert wurde.

2. I. Gruppe. Die Reizleitung erfolgt nur in den lebenden Zellen der Gefässbündel.

Zu dieser Gruppe würden nach den Ausführungen der vorhergehenden Abschnitte mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit, wenn nicht mit Sicherheit, zu rechnen sein die mit grosser Geschwindigkeit über weite Strecken ablaufende Reizleitung, die infolge von Verletzung der Gefässbündel bei den Arten der Gattungen Mimosa, bei Biophytum, bei Neptunia und bei den Ranken verschiedener Pflanzen eintritt. Ob auch die Leitung des Berührungsreizes über grössere Strecken bei Mimosa, Biophytum und Neptunia hierher zu ziehen ist, was nach Pfeffers Angaben (1873 a, S. 309) für Mimosa sehr wahrscheinlich ist, und ob noch andere Reiztransmissionen dieser ersten Gruppe zugeteilt werden können, entzieht sich vorläufig ganz der Beurteilung.

Von diesen Reizleitungsvorgängen war es bis vor kurzem nur der des Verwundungsreizes bei Mimosa, mit dessen Wesen sich eine ganze Anzahl von Forschern beschäftigt haben: Wurde doch dieser Vorgang lange Zeit geradezu als klassisches Beispiel aller Reiztransmissionen bei den Pflanzen betrachtet! Schon in Abschnitt IV habe ich gezeigt, dass die älteren Forscher vergl. die Literaturangaben auf S. 84) der Meinung waren, der Reiz werde bei Mimosa grob mechanisch durch Druckschwankungen und Bewegungen des Gefässwassers, also in toten Zellen, „geleitet“ [1]). Diese Ansicht lag ja auch deshalb nahe, weil man in jener Zeit das Empfindungsvermögen und die Reizbarkeit der Pflanzen überhaupt ganz anders als beim Tiere glaubte beurteilen zu müssen.

A. Gründe, die für eine grob mechanische Übermittelung des Impulses durch lebende Zellen sprechen.

Wenn es nun auch nach den neueren Untersuchungen, über die an jener Stelle ebenfalls eingehend berichtet wurde, kaum mehr einem Zweifel

[1]) Zur Stütze dieser Annahme weist Sachs (1865, z. B. S. 482 ff.) verschiedentlich ganz besonders darauf hin, dass bei Mimosa eine Reizfortpflanzung nur in sehr turgeszenten Pflanzen in ausgiebigem Masse stattfindet, deren Holzkörper viel Wasser enthält; vergl. auch Pfeffer (1873 a S. 315). Demgegenüber habe ich festgestellt (Fitting 1904, S. 504 ff.), dass der Reiz auch noch in fast ganz vertrockneten Pflanzen, ja sogar in welken Sprossen namhaft geleitet wird.

unterliegen kann, dass der Reiz bei allen den zu dieser Gruppe gezählten Reiztransmissionen ganz im Gegensatz zu jener Annahme ausschliesslich in irgendwelchen lebenden Zellen des Gefässbündelsiebteiles übermittelt wird, so würde doch die weitere Frage zu lösen sein, ob die Transmission nicht gleichwohl ohne aktive Beteiligung der lebenden Substanz, etwa allein durch ähnliche Druckschwankungen und Bewegungen von Flüssigkeit, wie sie von jenen älteren Autoren angenommen wurden, also grob-mechanisch zustande kommt. In der Tat hat für Mimosa Pfeffer diese Ansicht verfochten (1873a, S. 309), Haberlandt (1890) eine solche Hypothese eingehend zu begründen versucht und habe ich selbst (Fitting 1904, S. 493 ff.) für alle die zu dieser Gruppe gezählten Reizleitungsvorgänge wenigstens nachdrücklich diese Möglichkeit betont, die mit den meisten, aber doch nicht allen Beobachtungen im Einklang steht.

Manches verführt von vornherein zu einer solchen Auffassung: Zunächst einmal macht es die weitgehende Unabhängigkeit von solchen Aussenbedingungen, durch welche die lebende Substanz in ihrer Tätigkeit erfahrungsgemäss gehemmt wird, wie Narkotisierung, Abkühlung und dergl., und ebenso die für Pflanzen verhältnismässig grosse Geschwindigkeit, mit der der Reiz über grosse Strecken geleitet wird, nach unseren sonstigen Erfahrungen nicht gerade wahrscheinlich, dass die lebende Substanz an der Reizübermittelung aktiv beteiligt ist. Sodann aber zeigen die Abtötungsversuche mit Mimosa und Biophytum (vergl. S. 105), augenscheinlich, dass der Reiz selbst über abgetötete Strecken ohne die Möglichkeit der aktiven Beteiligung von lebender Substanz mit Leichtigkeit „geleitet" werden kann, woraus natürlich nicht ohne weiteres gefolgert werden darf, dass er über die abgetötete Zone in gleicher Weise wie durch lebende Pflanzenteile transmittiert werde, wie es z. B. Haberlandt (1890, S. 37 ff.) tut (vergl. dazu Fitting 1904, S. 516 ff.). Tatsächlich scheinen doch gewisse Verschiedenheiten in dem Leitungsvorgang zu bestehen (ebenda 1904, S. 511 ff.).

Gibt man aber zu, dass wirklich vieles dafür spricht, der Reiz werde bei dieser Gruppe und im besonderen bei Mimosa nicht unter aktiver Beteiligung der lebenden Substanz, gleichwohl aber nur in lebenden Zellen geleitet, so bleibt nichts anderes übrig als die Annahme einer grob mechanischen Vermittelung der Reizleitung. Sie könnte einmal auf chemischen, sodann auf physikalischen Vorgängen im Zellsaft beruhen. Jedoch lässt sich von vornherein so viel sagen, dass die Transmission weit eher durch physikalische Vorgänge als durch chemische Veränderungen im Zellsafte zustande kommen kann. Und zwar deshalb, weil wir für explosionsartig im Zellsaft erfolgende und nach Art einer Welle von Zelle zu Zelle im Zellsaft sich fortpflanzende chemische Veränderungen bei den Pflanzen keine Beispiele kennen[1]) und weil

[1]) Das wäre übrigens nur möglich in solchen Zellenzügen, in denen die Zellsafträume miteinander kommunizieren.

Diffusionsvorgänge chemischer Körper viel zu langsam von statten gehen. Zudem würde diese erstere Hypothese durch die Tatsachen sich nicht stützen lassen, die über die Reizleitungsvorgänge bei dieser Gruppe bekannt geworden sind. Die Reizausbreitung wird nämlich bei den Ranken von Passiflora und bei Mimosa ausgelöst, wenn man eine Zone der Reizleitungsbahnen schnell, mit 15% Salpeterlösung, plasmolysiert, nicht dagegen, wenn man die Zone langsam zunächst mit 5%, dann 10%, schliesslich 15% Salpeterlösung plasmolysiert (Fitting 1904, S. 442 ff. und S. 517 ff.). Da nun sicherlich bei einer langsamen Plasmolyse ganz ähnliche Störungen, z. B. Zerreissungen der Plasmodesmen und des Plasmaleibes der Zellen, erfolgen, wie sie Durchschneidung oder schnelle Plasmolyse eines Pflanzenteiles nach sich zieht, so sollte man meinen, es müsste langsame Plasmolyse die Reizleitung ebensogut auslösen können wie die Durchschneidung, wenn nämlich die Reizleitung wirklich auf der Fortpflanzung einer Umsetzung im Zellsafte beruhte, die durch solche Störungen ausgelöst würde.

Sonach bleiben also für die grob mechanische Erklärung der Reizleitung in den lebenden Zellen nur physikalische Vorgänge übrig. Von ihnen aber kommen bei dem Bau der Zellen nur Druckschwankungen und Bewegungen des Zellsaftes von Zelle zu Zelle in Betracht.

Solche Bewegungen, die wir bei gewöhnlichen, ringsum durch Zellwände gegeneinander abgeschlossenen und nur durch Plasmodesmen verbundenen Zellen nicht kennen, sind nur dann mit der durch die Reizleitungsgeschwindigkeit notwendig vorauszusetzenden Schnelligkeit und über grössere Strecken möglich, wenn die als Reizleitungsbahnen anzusehenden lebenden Zellen irgendwie miteinander kommunizieren, also ein einheitliches osmotisches System bilden. Es würde zunächst also die Frage entstehen, ob es solche Zellensysteme bei den in Betracht kommenden Pflanzen gibt und ob eine Saftbewegung von der geforderten Art hier oder in anderen Fällen tatsächlich nachweisbar ist. Beide Fragen lassen sich bejahend beantworten.

Erstens nämlich wissen wir, dass überall in den Siebteilen der Angiospermengefässbündel Züge sehr auffallender Zellen ganz allgemein verbreitet sind, die in sehr innigem Zusammenhange untereinander stehen. Es sind dies die Zellen, welche die sogenannten Siebröhren bilden. Ihr Zusammenhang vermittelst der sogenannten Siebtüpfel in den Querwänden scheint, wie aus dem Folgenden zu ersehen ist, derartig zu sein, dass nicht jede Siebröhrengliedzelle für sich, sondern die ganze Siebröhrengliederreihe, die Siebröhre, ein einziges, osmotisches System bildet (vergl. z. B. Hill 1903, S. 265 ff.).

Zweitens ist nachgewiesen, dass der Inhalt der Siebröhren bei Verwundungen auf weite Strecken hin leicht in Bewegung gerät. Gerade dies spricht für die Einheitlichkeit der ganzen Siebröhre als osmotisches System. Es bilden sich infolge der Strömung, die nach der Wundstelle hin gerichtet

ist, an den Querwänden der Röhrenglieder durch Stauung des weniger beweglichen Inhaltes die sehr charakteristischen „Schlauchköpfe", bei manchen Pflanzen selbst noch in ziemlicher Entfernung von der Wunde (A. Fischer 1885, S. 230 ff.).

Drittens schiesst, wenigstens bei einigen derjenigen Pflanzen, die zu den ersten Gruppe gerechnet wurden, nämlich in allen Organen von Mimosa, den Ranken von Passiflora und einigen Cucurbitaceen (z. B. Sicyos und Bryonia) (Fitting 1904, S. 436 ff., S. 449 ff.), tatsächlich ein grosser Flüssigkeitstropfen bei Durchschneidung eines Gefässbündels aus der Wunde heraus, der nur durch eine Saftbewegung über grössere Strecken zustande gekommen sein kann. Von diesem Tropfen lässt sich an ausgewachsenen Pflanzenteilen[1]) nachweisen, dass er der Hauptsache nach aus dem Siebteile der Gefässbündel herrührt (vergl. für die Ranken von Passiflora Fitting 1904, S. 437; für die Cucurbitaceen ebenda S. 449 ff.; für Mimosa Haberlandt 1890, S. 11 ff.; Fitting 1904, S. 508 ff.).

Ausser den Siebröhren findet man übrigens in den Siebteilen bei den Arten der Gattung Mimosa — und nur bei dieser Gattung, nicht aber bei dem nahestehenden Genus Neptunia, ebensowenig bei Biophytum und bei den Ranken — eigentümliche safterfüllte Zellenzüge, Haberlandts Schlauchzellen (1890), die den gegliederten Milchröhren bei anderen Pflanzen zu entsprechen und, obwohl ihre Gliederzellen nicht offen miteinander kommunizieren, doch eine Saftbewegung über grössere Strecken zu ermöglichen scheinen, da sie wesentlich zu dem aus einer Wunde herausschiessenden Flüssigkeitstropfen beitragen (Haberlandt 1890, S. 11 ff.). Sie bilden nach Haberlandt das eigentliche reizleitende Gewebesystem bei Mimosa. Doch wurde schon im vierten Abschnitt meiner Abhandlung (S. 86) an dieser Auffassung Kritik geübt und darauf hingewiesen, dass ihr manche Schwierigkeiten entgegenstehen.

Sonach sehen wir, dass bei allen unseren Pflanzen, deren Reizleitungsvorgänge zur ersten Gruppe gerechnet wurden, jedenfalls die Möglichkeit für eine grob mechanische Erklärung der Reiztransmissionen durch Druckschwankungen und Bewegungen des Zellsaftes kommunizierender lebender Zellen gegeben ist. Es würde sich nun weiter darum handeln, zu untersuchen, ob alle bisherigen Beobachtungen und Versuche mit dieser Hypothese im Einklange stehen oder nicht. Das ist nun bei den allermeisten in der Tat der Fall, sowohl bei den Ranken als auch bei Mimosa (Fitting 1904, S. 496 ff.): so die Schnelligkeit der Reizleitung, ihre Ausbreitung über verhältnismässig grosse Strecken, ihre Unabhängigkeit von Aussenbedingungen (Narkotisierung, Abkühlung), die Notwendigkeit der Verletzung der Gefässbündel zur Aus-

[1]) In nicht ausgewachsenen Pflanzenteilen könnte Flüssigkeit auch aus den noch lebenden, unausgebildeten Gefässen hervorquellen. Dies hat Irgang (1902, S. 823 ff.) kürzlich bei Tropaeolum beobachtet.

lösung der Reizleitung. Leicht erklärlich wäre es ferner mit dieser Hypothese, dass die Reiztransmission auch durch Abtötung in Chloroformwasser oder Wasserdampf zustande kommt, sowie durch schnelle Plasmolyse, nicht dagegen bei langsamer Plasmolyse, weil in diesem letzten Falle erstens die Strömung zu langsam erfolgt, zweitens nicht Anlass zu einer plötzlichen Druckschwankung gibt und eines von beiden wohl sicher notwendig ist, damit der übermittelte Reiz in der Reaktionszone die Reizschwelle überschreitet. Leicht zu verstehen wäre es auch, warum durch eine zuvor plasmolysierte, aber hierauf wieder völlig turgeszent gemachte Zone der Reiz nicht mehr geleitet wird: durch die Plasmolyse wird nämlich die Verbindung der in normalem Zustande miteinander kommunizierenden Zellen (Siebröhrenglieder) aufgehoben. Auch die von mir festgestellte Tatsache, dass ein neuer Reizleitungsvorgang ausgelöst wird, wenn man sofort oder einige Zeit nach einer Durchscheidung einer Ranke (Fitting 1904, S. 431 ff.) oder eines Sprosses oder Blattstieles von Mimosa (1904, S. 506 ff.) in der Nähe der Schnittwunde einen neuen genügend tiefen Einschnitt macht, würde mit der ausgesprochenen Hypothese nicht in Widerspruch stehen. Alle diese Erwägungen gaben mir den Anlass, die obige Hypothese (1904, S. 497 ff.) als eine Möglichkeit hinzustellen[1]).

B. Gründe, die gegen eine grob mechanische Übermittelung des Impulses durch lebende Zellen sprechen.

Nur eine und noch dazu sehr wichtige Tatsache steht mit ihr in Widerspruch, nämlich die, dass durchaus nicht mit allen den Reizleitungsvorgängen, die zur ersten Gruppe gerechnet wurden, ein Tropfenaustritt aus der Wunde verbunden ist[2]). Dies gilt nach eigenen unveröffentlichten Beobachtungen für Neptunia, die doch mit Mimosa so nahe verwandt ist, nach den Angaben Haberlandts (1898, S. 38 ff.) für Biophytum, nach eigenen Beobachtungen (1904 z. B. S. 497) für die Ranken einiger Cucurbitaceen (so Thladianthe, Momor-

[1]) Sie würde als eine Weiterentwickelung der Ansicht älterer Forscher, so auch Haberlandts aufzufassen sein.

[2]) Schon Pfeffer wies (1873 a, S. 312) darauf hin, dass bei Mimosa eine Reizfortpflanzung schon dadurch veranlasst wird, dass man eine feine Nadel in einen primären Blattstiel bis zum Gefässbündel einsticht, ja selbst dann, wenn das Einstechen nicht einmal das Hervortreten einer wahrnehmbaren Flüssigkeitsmenge zur Folge hat. Pfeffer schliesst daraus, dass schon eine sehr geringe Wasserbewegung imstande ist, eine Reizung selbst ziemlich entfernter Gelenke zu bewirken. — Da diese minimale Wasserbewegung sicher nicht plötzlich, sondern allmählich wird erfolgen können, so ist mir nicht recht klar, wie die namentlich in grösserer Entfernung von der Wundstelle damit verbundene Druckänderung eine Reizbewegung in den Blattgelenken sollte auszulösen vermögen.

Auch muss man sich, wenn in der Tat schon eine so minimale Wasserbewegung imstande ist, den Reiz weithin zu leiten, wundern, dass alsdann, wie Pfeffer selbst angibt (1873 a, S. 314), starke Biegungen der Gefässbündel in den Gelenken und die dadurch veranlasste Flüssigkeitsbewegung keine Reizfortpflanzung zur Folge hat.

dica Charantia und Actinostemma paniculatum), bei denen der Reiz sich über weit grössere Strecken ausbreitet als bei den Ranken jener Cucurbitaceen, die einen Tropfenaustritt zeigen, und schliesslich auch für die Ranken von Vitis vinifera, Cobaea scandens und der Hauptsache nach auch von Lathyrus latifolius, einer Pflanze, bei welcher der Reiz sich wie bei Mimosa sogar über mehrere Internodien ausbreitet (Fitting 1904, S. 460 ff.). Wie sollte aber ohne Hervorschiessen eines wenn auch nur kleinen Tropfens eine Flüssigkeitsbewegung über grössere Strecken möglich sein?[1]). Die Reizleitungsvorgänge bei diesen Pflanzen stimmen aber bezüglich Schnelligkeit, Unabhängigkeit von den Aussenbedingungen, Beschränkung der Reizleitungsbahnen auf die Gefässbündel sowie nach allen sonstigen beobachteten Erscheinungen so völlig mit denen bei Mimosa und bei den anderen Ranken überein, dass es ganz willkürlich wäre, anzunehmen, was für jene recht sei, sei für diese nicht billig.

Will man also den Tatsachen nicht Gewalt antun und nur auf Grund des Vorkommens oder Fehlens des Flüssigkeitsaustrittes aus den Wunden behaupten, das Wesen der Reizleitung sei in beiden Fällen verschieden, so wird man schliessen müssen, dass die Reizleitung nicht grob physikalisch durch Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen zustande kommen kann. Der Gedanke liegt nahe, ob es nicht möglich sei, experimentell diese Frage endgültig zu entscheiden. Man könnte ja daran denken, den Erfolg künstlich erzeugter Druckschwankungen und Flüssigkeitsbewegungen zu untersuchen. In der Tat sind solche Versuche mit Mimosasprossen von Mac Dougal (1896; vergl. auch Bonnier 1892) gemacht worden, leider mit einer unzureichenden Methode, wie ich dargetan habe (Fitting 1904, S. 513 ff.). Mac Dougal presste nämlich mit plötzlichem starken Druck Wasser durch die basale Schnittfläche in abgeschnittene Mimosastengel ein, das aus einer oberen Schnittfläche wieder heraustrat. Er beobachtete dabei keine Reizbewegung in den Blättern. Ich konnte nun aber zeigen, dass mit dieser Methode das Wasser nur durch die toten Gefässe gepresst wird, die, wie wir wissen, bedeutungslos für die Reiztransmission sind, nicht aber durch etwaige lebende Reizleitungsbahnen, weshalb solche Versuche offenbar nichts beweisen. Will man also solche Druckversuche ausführen — und es wäre erwünscht, wenn dies geschähe —, so wird man nicht mit abgeschnittenen Sprossen arbeiten dürfen, sondern wird an geeigneten unverletzten Objekten (z. B. den Ranken von Passiflora) den Erfolg eines plötzlichen Druckes auf eine Strecke eines entsprechenden Pflanzenteiles studieren müssen. Freilich werden viele Fehlerquellen sich dabei herausstellen und exakte Schlüsse eventuell unmöglich machen.

[1]) Im Abschnitt IX wird für die Ranken noch ein weiterer Einwand gegen die Annahme einer Reizübertragung durch Flüssigkeitsbewegung hervorgehoben werden, der mir sehr wichtig zu sein scheint.

C. Kommt die Reizleitung vielleicht unter aktiver Beteiligung lebender Zellen zustande?

Da nun also für eine ganze Reihe der Reizleitungsvorgänge dieser ersten Gruppe eine grob physikalische Transmission wegen des Fehlens eines Flüssigkeitstropfens an der Wundfläche zum mindesten wenig wahrscheinlich ist und da, wie wir sahen, auch eine grob chemische Transmission durch Ausbreitung irgend einer Umwandlung oder der Diffusion eines chemischen Körpers im Zellsaft nicht durch irgendwelche analoge Vorgänge als wahrscheinlich hingestellt werden kann, so wird nichts anderes übrig bleiben als die Frage zu prüfen, ob nicht doch vielleicht die Leitung unter aktiver Beteiligung der lebenden Substanz zustande kommen könnte. Die Gründe, die oben (vergl. A) dagegen vorgebracht wurden: die verhältnismässig grosse Geschwindigkeit der Leitung, die Reizausbreitung über grössere Strecken, die weitgehende Unabhängigkeit von Aussenbedingungen, dürfen ja, bei Licht betrachtet, durchaus nicht als vollgültige Beweise fürs Gegenteil angesehen werden; namentlich nicht, solange noch bei den Pflanzen unsere allgemeinen Kenntnisse über die Abhängigkeit derjenigen Reizleitungsvorgänge, die mit Sicherheit durch aktive Beteiligung der lebenden Substanz zustande kommen, so im argen liegen wie es augenblicklich leider noch der Fall ist. Und die positiven Erfolge der Reizleitungsversuche an abgetöteten Zonen bei Mimosa und Biophytum beweisen eben doch nur, dass ein Reiz auch über tote Strecken „geleitet" werden kann, nicht aber, dass der Reiz in lebendem Gewebe ebenso wie in totem geleitet werden muss. Die Ausbreitung des Reizes im toten Gewebe könnte ja in ganz anderer Weise als im lebenden erfolgen. Um diese Annahme kommen wir auch dann nicht herum, wenn wir uns auf den Boden der Hypothese stellen, dass der Reiz grob physikalisch durch Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen geleitet werde. Denn es bereitet grosse Schwierigkeiten, sich vorzustellen, dass die Strömung von Flüssigkeit auch noch durch die toten „Reizleitungszellen" hindurch, die ihren Turgor durch die Tötung verloren haben, wie vor der Tötung erfolgen könne (Fitting 1904, S. 516 ff.), dies um so mehr, als meine oben erwähnten Druckversuche zeigen, dass von toten Reizleitungszellen aus (seien es nun die Siebröhren oder die Schlauchzellen[1]) Haberlandts) selbst unter Druck von mehreren Atmosphären keine Flüssigkeit in und durch lebende Leitungszellen gepresst werden kann[2]). Aus

[1]) Für die Schlauchzellen werden diese Schwierigkeiten noch dadurch erhöht, dass nach Haberlandts Beobachtungen (1890, S. 19) die lebenden Schlauchzellen sich gegen die angeschnittenen oder abgetöteten durch einen Pfropf von harzartiger Masse abzuschliessen pflegen, der in den der abgetöteten Zelle zugewendeten Zellenden sich bildet.

[2]) Auch gibt Mac Dougal (1899, S. 297) an, bei Biophytum sei die Reizleitung noch durch solche abgetötete Strecken möglich, die stark ausgetrocknet sind. Ich habe wegen der Schwierigkeiten, welche anderen Erklärungsversuchen der Erfolge an abgetöteten Stengelteilen entgegenstehen, auf die Möglichkeit hingewiesen, dass bei der Reizübermittelung über die toten Strecken vielleicht Druckschwankungen der Interzellularenluft beteiligt sein könnten (Fitting 1904, S. 516). Diese Vermutung fordert weitere Untersuchungen.

alledem ist zu entnehmen, dass die Erfolge mit abgetöteten Zonen vorläufig ganz für sich betrachtet werden müssen und vorderhand ein Urteil über den Leitungsvorgang im lebenden Gewebe nicht gestatten.

Auch die sonstigen Beobachtungen und Versuche (vergl. S. 129 ff. und Pfeffer 1873a, Haberlandt 1890, Fitting 1904) an Mimosa und den Ranken schliessen sämtlich die Möglichkeit einer aktiven Beteiligung der lebenden Substanz an der Reizleitung nicht aus. Mit dieser Annahme würden auch die schon früher erwähnten Beobachtungen Haberlandts in Einklang zu bringen sein, wonach die Reizleitung gelegentlich auch nach Entfernung der Rinde und des Siebteiles durch Einschnitte in den Holzteil ausgelöst werden kann; vorausgesetzt, dass diese Angaben richtig sind. Mir sind solche Versuche nicht gelungen (Fitting 1904, S. 515). Selbst die Tatsache, dass nur durch plötzliche, nicht aber durch langsame Plasmolyse eine Reizausbreitung ausgelöst werden kann, würde bei dieser Auffassung verständlich sein. Wissen wir doch, dass, ganz allgemein, langsam an Intensität zunehmende Aussenanlässe einen viel geringeren Reizerfolg in der lebenden Substanz zur Folge haben als plötzliche Änderungen der Aussenbedingungen; gleiches könnte für die der langsamen Plasmolyse entsprechende allmähliche Schädigung im Gegensatz zu der der schnellen Plasmolyse entsprechenden plötzlichen Schädigung sehr wohl Geltung haben.

Die Auffassung, dass die Reizleitung durch aktive Beteiligung der lebenden Substanz zustande kommt, würde selbstverständlich nicht dazu nötigen, in den Siebteilen der Sprossachsen und Blattstiele ähnliche sensitive Zellen anzunehmen, wie sie im Blattgelenkpolster vorkommen. Hiergegen würde abgesehen von vielen anderen Tatsachen auch schon die Beobachtung Pfeffers (1873a, S. 312) sprechen, dass durch starke Biegungen und Quetschungen der Sprossachsen und Blattstiele selbst die benachbarten Blätter nicht gereizt werden können.

Gegen die Annahme einer aktiven Beteiligung der lebenden Substanz könnte man schliesslich mit Pfeffer (1885, S. 526) die Tatsache geltend machen, dass durch Einschnitte in das Parenchym des Blattstieles oder Stengels niemals eine Reizung der Gelenke erzielt wird, obwohl doch auch in diesen Geweben Plasmodesmen zwischen den Zellen vorkommen. Doch lässt sich zurzeit nicht übersehen, ob dieser Einwand stichhaltig ist. Es wäre ja möglich, dass die Leitung dickere Plasmastränge beanspruchte als die Plasmodesmen, Plasmastränge, wie sie z. B. in den miteinander kommunizierenden Siebröhren vorkommen. Wie dem auch sein mag, auf jeden Fall müsste die Transmission in anderer Weise durch die lebenden Bahnen vermittelt werden, als bei denjenigen Reizleitungsvorgängen, die auch im Grundgewebe zustande kommen.

Ziehen wir schliesslich aus allen den vorhergehenden theoretischen Erörterungen das Fazit, so können wir, wenn wir ehrlich sein wollen, nur sagen:

Alles spricht dafür, dass die Reizleitung bei den Reiztransmissionen dieser ersten Gruppe durch lebende Zellen vermittelt wird; über das Wesen der Leitung aber vermag man nach den vorliegenden Beobachtungen und Versuchen keiner einzigen mit dieser Voraussetzung als möglich erkannten Hypothese den Vorzug zu geben. Das gilt auch von der Hypothese Haberlandts, dass die Reizleitung bei Mimosa auf Druckschwankungen von Flüssigkeit in den Schlauchzellen beruhe. Ja von ihr muss man sogar in Frage ziehen, ob sie überhaupt möglich ist, da, wie im vierten Abschnitte (S. 86) erwähnt, Borzì (1899, S. 2 ff.) gezeigt hat, dass bei Mimosa die Reizleitung auch durch Verwundung solcher Organe ausgelöst werden kann, die nach seinen und nach Haberlandts Beobachtungen der Schlauchzellen völlig entbehren. Zudem leidet diese Hypothese an Einseitigkeit, da sie höchstens für Mimosa, aber sonst für keine einzige der zahlreichen ähnlichen Reiztransmissionen bei anderen Pflanzen, nicht einmal bei der nahen Verwandten Neptunia, passt.

Die Schwierigkeiten, die uns bei der richtigen Ausdeutung der Reizleitungsvorgänge der ersten Gruppe entgegengetreten sind, sind deshalb lehrreich, weil es von vornherein so leicht schien, diese Reiztransmissionen ihrem Wesen nach aufzuhellen, und weil aus ihnen hervorgeht, wie wenig in dieser Hinsicht durch die viele darauf verwendete Mühe bis jetzt wirklich erreicht ist. Diese Einsicht wird uns von vornherein zwingen, vorläufig auf eine Ergründung des Wesens der meisten anderen Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen zu verzichten, da diese Transmissionen viel weniger zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden sind. Das gilt aber von fast allen Transmissionen der zweiten Gruppe.

3. II. Gruppe. Die Reizleitung erfolgt auch in den lebenden Zellen des Grundgewebes.

Welche Reiztransmissionen der Pflanzen ich glaube zu dieser Gruppe rechnen zu dürfen, darüber habe ich mich schon im vierten Abschnitt auf S. 78 ff. für die Aussenreize, auf S. 87 ff. für die Innenreize ausgesprochen. Es erübrigt sich also, darauf nochmals zurückzukommen. Ich glaube wohl mit Recht, dass auch manche oder gar alle der Reizleitungsvorgänge, die sich in der Änderung der elektrischen Spannungen äussern, hierher zu rechnen sind (vergl. Abschnitt VII).

Selbstverständlich geschieht die Zuteilung aller dieser Reizleitungen zu dieser zweiten Gruppe mit dem Vorbehalt, diesen oder jenen Reizleitungsvorgang später wieder aus dieser Gruppe herausnehmen zu können, falls eingehende Untersuchung lehren sollte, dass lebende Zellen doch nicht an der Übermittelung beteiligt sind. Dies könnte z. B. möglicherweise zutreffen für diejenige „Reiztransmission“ in den Blättern von Drosera, durch die die

Aggregation ausgelöst wird, für die Leitung des Wundreizes, welche die Traumataxis und manche formative Vorgänge zur Folge hat, schliesslich auch für manche Korrelationen zwischen den Teilen der bestäubten Blüte. Alle diese Vorgänge könnten etwa durch Diffusion irgendwelcher chemischer Körper vermittelt werden. Doch halte ich dies nicht für wahrscheinlich, glaube vielmehr, dass auch hier echte Reiztransmissionen vorliegen.

Wenn man nun alle die Reizleitungsvorgänge überblickt, die der zweiten Gruppe zugeteilt wurden, so wird man, auch ohne tiefere Einsicht, die Vermutung nicht unterdrücken können, dass sie auf recht verschiedene Weise vermittelt werden dürften. Die tropistische Reizleitung beispielsweise, durch welche die Reaktionszone veranlasst wird, sich in ganz bestimmter, von der Angriffsrichtung des Reizanlasses am Perzeptionsorgane abhängigen Weise zu krümmen, setzt ganz andere Bedingungen der Vermittelung voraus, wie etwa die Reizleitung, welche die Plasmaströmung auslöst. Aber selbst, wenn man zunächst einmal von den tropistischen Transmissionen absieht, könnte man doch von vornherein recht grosse Verschiedenheiten im Wesen der übrigen Reizleitungsvorgänge annehmen, wenn man auch von der Voraussetzung ausgeht, dass sie alle durch Vermittelung lebender Zellen zustande kommen.

A. 1. Untergruppe. Die Reizleitung löst nicht eine tropistische Reizreaktion aus.

Über keine der Reiztransmissionen, die hierher zu rechnen sind, liegen irgendwelche Untersuchungen vor, aus denen wir etwas über ihr Wesen entnehmen könnten. Denn aus ihrem äusseren Ablaufe lassen sich höchstens Vermutungen darüber ableiten, in welcher Richtung künftige Forschungen etwa zu dem erstrebten Ziel gelangen könnten.

Zunächst findet sich unter diesen duktorischen Prozessen kein einziger, von dem sich annehmen lässt, dass er durch Vermittelung der lebenden Zellen auf grob mechanische Weise, etwa durch Druckschwankungen und Bewegungen des Zellsaftes, zustande kommt, wie es oben für die zur ersten Gruppe gerechneten Reizleitungsvorgänge als eine Möglichkeit hingestellt wurde.

Wohl aber ist es für eine ganze Reihe dieser Vorgänge möglich, dass die Leitung zwar nur durch Vermittelung der lebenden Zellen geschieht, ohne dass aber die Übertragung von Zelle zu Zelle unter aktiver Beteiligung der die Zellen verbindenden lebenden Substanz, d. h. der Plasmaverbindungen, erfolgt. Dies könnte vor allem gelten für die Leitung des Stossreizes in den Blättern von Dionaea, Aldrovanda, in den Gelenken der Blätter von Mimosa (Pfeffer 1873a, S. 314ff.), Neptunia und Biophytum und schliesslich auch in den verschiedenen Blütenteilen. Wir wissen nämlich, dass der Stossreiz wenigstens bei vielen dieser Reizvorgänge eine Erschlaffung der berührten Zellen infolge von Flüssigkeitsaustritt aus den Zellen zur Folge hat. Es wäre

nun möglich, dass diese plötzliche Erschlaffung auf die benachbarten, aber durch den Stoss nicht direkt betroffenen Zellen infolge der eintretenden Dehnungen und Zerrungen ähnlich wie ein Stossreiz wirkt, mit anderen Worten, dass in allen derartigen Reizleitungsvorgängen die Ausbreitung des Reizes nur darauf beruht, dass sich die Reaktion, das Erschlaffen der Zellen, von Zelle zu Zelle fortpflanzt. Es fragt sich nur, ob eine solche Auffassung viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ich glaube nicht, dass dies für alle diese Vorgänge der Fall ist, da es einige Beobachtungen gibt, die durch sie nicht ihre Erklärung finden. Sie beziehen sich freilich nur auf eines der erwähnten Objekte, nämlich auf die Blätter von Dionaea. Wäre die oben ausgesprochene Hypothese für den Reizleitungsvorgang richtig, so sollte man erwarten, dass nach Reizung der „Fühlborsten" auf nur einer Blatthälfte des Dionaeablattes zunächst diese Blatthälfte und erst nach Ablauf eines, wenn auch noch so kleinen Zeitraumes die andere Blatthälfte die Reizreaktion ausführen würde. Ein solcher zeitlicher Unterschied, der mit dem Auge würde verfolgt werden können, ist aber nicht bemerkbar, vielmehr klappen beide Blatthälften immer zu gleicher Zeit zusammen.

Ausserdem aber weisen die vorübergehenden elektrischen Spannungsänderungen, die infolge einer Reizung sich von der gereizten Stelle mit sehr grosser Geschwindigkeit über das ganze Blatt ausbreiten und zum Teil schon wieder abgeklungen sind, ehe die am Blatte sichtbare Reizreaktion beginnt, mit sehr grosser Wahrscheinlichkeit, wenn nicht mit Sicherheit darauf hin, dass irgendwelche chemische Veränderungen, die von der eigentlichen Reizreaktion unabhängig sind, aber durch die Reizung ausgelöst werden, sich mit sehr grosser Geschwindigkeit über das Blatt ausbreiten. Nichts würde im Wege stehen, in der Fortpflanzung dieser chemischen Veränderungen die eigentliche Reizausbreitung zu erblicken und den dadurch geschaffenen Erregungszustand des Plasmas als ein Mittelglied zwischen Perzeption und sichtbarer Reaktion aufzufassen. Mit dieser Annahme würde es auch verständlich werden, dass sich die beiden Blatthälften immer zu gleicher Zeit zusammenklappen. Da nun aber, wie im Abschnitt VII gezeigt wurde, alles dafür spricht, dass diese chemischen Änderungen nur in der kontinuierlichen lebenden Substanz sich so schnell ausbreiten können, so würde man bei der Reizleitung im Blatte von Dionaea wohl kaum ohne die Annahme einer Beteiligung der lebenden Substanz auskommen können [1]). Vielleicht lassen sich auch in Verbindung mit den Reizleitungsvorgängen, die durch Stossreiz bei den anderen erwähnten Pflanzen ausgelöst werden, ähnliche vorübergehende elektrische Spannungsänderungen nachweisen und gelingt es zu zeigen, dass diese elektrischen

[1]) Übrigens kommt das Zusammenklappen der Blatthälften bei Dionaea nach den Beobachtungen von Batalin (1877, S. 129 ff.; auch Munk 1876, S. 114 ff.) nicht allein durch Erschlaffung von Zellen, sondern auch durch Wachstum zustande. Das würde freilich nicht die Annahme der Ausbreitung des Reizes durch Erschlaffung der Zellen verhindern.

Vorgänge in der Tat mit dem Reizleitungsprozesse eng verknüpft sind. Im übrigen ist es sehr wohl möglich, dass wenigstens einige Transmissionen des Stossreizes die Frage noch in anderer Weise weiter einzuengen erlauben, ob die Reizleitung allein in der Ausbreitung der Reaktion oder auf anderen Vorgängen beruht. Namentlich scheinen mir die Blüten der Orchideen, Masdevallia, Pterostylis u. a., dazu geeignet[1]), in deren Labellen die gegen Stossreiz empfindliche Perzeptionszone und die Reaktionszone völlig getrennt sind. Käme die Leitung des Reizes hier allein durch die Ausbreitung einer Erschlaffungsreaktion zustande, so müsste sich offenbar auch in der Perzeptionszone infolge der Reizung eine solche Erschlaffung nachweisen lassen. Versuche wurden in dieser Richtung bisher nicht angestellt. Vielleicht gelingt es auch noch, durch entsprechende Variation der Aussenbedingungen eine Erschlaffungsreaktion an der Perzeptionsstelle unmöglich zu machen, ohne dass damit die Reizleitung aufgehoben wird[2]).

Alle die angestellten Erwägungen zeigen, dass für die Leitung des Stossreizes in manchen Fällen die aktive Beteiligung der lebenden Substanz durchaus nicht ausgeschlossen ist. Höchstwahrscheinlich werden ohne eine solche auch die übrigen Leitungsvorgänge, die zu dieser Untergruppe zu rechnen sind, nicht verständlich werden: nämlich die Reizleitungen des Wundreizes, durch welche die Plasmaströmungen und die mannigfaltigen Hemmungen und Beschleunigungen ausgelöst werden, die Leitung des Kontaktreizes und des chemischen Reizes im Blatte von Drosera und anderen insektenfressenden Pflanzen, schliesslich die Mehrzahl derjenigen durch Innenreize[3]) veranlassten

---

[1]) Ob übrigens bei diesen Pflanzen die Reaktion überhaupt auf Erschlaffung der Zellen beruht, ist noch ganz unbekannt.

[2]) Selbstverständlich darf nicht auf eine Reizausbreitung ohne Vermittelung der von Zelle zu Zelle fortschreitenden Erschlaffungsreaktion aus Versuchen etwas geschlossen werden, in denen die bewegungsfähigen Organe (oder ein Teil von ihnen) in der reizlosen Ausgangslage festgehalten werden. Denn bei Bewegungen durch Erschlaffung muss die Reaktion trotzdem, wenn auch dem Auge nicht sichtbar, erfolgen. Deshalb ist der Schluss Haberlandts (1901, S. 51), dass bei den Staubfäden von Sparmannia der Reiz im sensiblen Plasma und nicht durch die Ausbreitung der Reaktion sich fortpflanze, in keiner Weise zwingend.

[3]) Ich glaube also nicht, dass die Mehrzahl derjenigen auf Innenreizen beruhenden Transmissionen, die ich im ersten Teile meiner Abhandlung zusammengestellt habe, auf Ernährungsvorgängen oder auf dem Wassertransport in den toten Gefässen beruhen. Dieser Meinung habe ich ja an jener Stelle schon verschiedentlich Ausdruck gegeben. So kann ich mich auch nicht der Ansicht Miehes (1902, S. 577) anschliessen, dass die „tiefgreifende Verschiebung der Stoffleitungsvorgänge“ es sei, auf der an dekapitierten Tradescantiasprossen der hemmende Einfluss der Entfernung der obersten Blattachselknospe auf das nächst untere Gelenk (vergl. Abschnitt II 2 a) beruht. Dagegen scheint mir die schnelle Wirkung des Sauerstoffentzugs, der Kohlensäure, Kälte usw. zu sprechen. Auch wäre erst noch zu untersuchen, wie die Entfernung einer Achselknospe am nicht dekapitierten Spross auf das nächst untere Gelenk wirkt. Dass die Beziehungen durch die Gefässbündel vermittelt werden, erlaubt eine Entscheidung in diesen und anderen Fällen nicht. Denn auch bei Mimosa, Biophytum und den Ranken sind die Gefässbündel die Reizleitungsbahnen, ohne dass das Wesen der Beziehungen hier in Stoffleitungsvorgängen gesucht werden könnte.

Reiztransmissionen, die ich im ersten Teil meiner Abhandlung zusammengestellt habe (vergl. die Abschnitte II und III). Das Wesen aller dieser Reizleitungsvorgänge wird ohne die Annahme der aktiven Beteiligung der lebenden Substanz wohl ebensowenig eine richtige Deutung erfahren können wie etwa die Reizleitung im Nerven oder Muskel[1]).

Wenn wir nun auch im Hinblick auf unsere mangelhaften Kenntnisse der chemischen Vorgänge im Plasma keine Aussicht haben, sobald einen Einblick in die Art und Weise der aktiven Beteiligung der lebenden Substanz bei diesen Vorgängen zu tun, so darf man sich doch die Frage vorlegen, ob wir nicht physikalisch-chemische Prozesse kennen, mit denen die Fortleitung des Reizes in der lebenden Substanz eine gewisse Ähnlichkeit haben könnte. Diese Frage lässt sich unbedingt bejahen, worauf wohl zuerst Pfeffer (1904, S. 226) hingewiesen hat. Wir kennen nämlich in reaktionsfähigen Körpern oder Gemischen solche von lokalen Ursachen eingeleitete Umwandlungen, die sich durch die ganze Masse hindurch fortpflanzen (vergl. van t'Hoff, 1901). Die Möglichkeit einer derartigen Fortpflanzung ist z. B. dadurch gegeben, dass eine Reaktion Erscheinungen oder Änderungen hervorrufen kann, die umgekehrt imstande sind, die Reaktion einzuleiten oder zu beschleunigen. Von besonderer Bedeutung sind in dieser Hinsicht Temperatur und Druck. So kann sich durch eine reaktionsfähige Mischung oder Substanz eine Welle von hoher Temperatur (Verbrennungswelle) oder von hohem Druck (Explosionswelle) fortpflanzen. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der ersteren ist nicht allzu gross, z. B. für Knallgas 34 m pro Sekunde, bei einer Mischung von Kohlenoxyd und Sauerstoff 30—91 m pro Sekunde. Sehr viel schneller schreitet die Explosionswelle fort: nach Berthelot und Dixon in Mischungen von Sauerstoff und Wasserstoff um 2810 m, mit Methan 2427 m, mit Kohlenoxyd 1940 m pro Sekunde.

Ferner breitet sich auch die Kristallisation in einer unterkühlten oder übersättigten Flüssigkeit von einem Punkte aus fort, wenn man z. B. ein auch noch so kleines Kristallstück der gelösten Substanz einführt, ebenso schliesslich die Umwandlung des metastabilen Zustandes eines polymorphen

---

[1]) Übrigens gibt es vielleicht bei den Tieren eine ganze Anzahl von Reizleitungsvorgängen, die insofern mit den Reiztransmissionen bei den Pflanzen grösste Ähnlichkeit haben, als die Reizleitung sich ohne nervöse Vermittelung über mehrere Zellen ausdehnt. Man kennt nämlich recht viele Muskeln, für die dies der Fall zu sein scheint: z. B. für den Herzmuskel, für die quergestreifte Muskulatur des Darmes der Insekten und Myriapoden, für die Verbände glatter Muskulatur im Ureter der Kaninchen, Meerschweinchen, Ratten und anderer Säugetiere, wahrscheinlich auch im Darm, Magen und Ösophagus vieler Vertebraten, und schliesslich auch für das kontraktile Gewebe gewisser Medusen (vergl. Biedermann 1895, S. 138 ff.). Freilich gibt es Forscher, die die Verhältnisse, z. T. wohl mit Recht, anders auffassen und, mit Hinweis auf das Vorhandensein nervöser Leitungsbahnen, in allen diesen Reiztransmissionen nur eine nervöse Vermittelung erblicken (vgl. z. B. Bethe 1903, S. 90, S. 107 ff., S. 122 ff., S. 432 ff.).

Körpers in den stabilen, wenn man die metastabile Masse an einer Stelle mit einer Spur stabiler Substanz berührt.

Wenn auch nicht behauptet werden darf, dass diese physikalisch-chemischen Prozesse mit den Reizleitungsvorgängen in der lebenden Substanz direkt vergleichbar seien, so sind die ihrer Natur nach ganz verschiedenen Ausbreitungserscheinungen doch deshalb sehr lehrreich, weil sie es als möglich erscheinen lassen, dass die Reizleitungen unter aktiver Beteiligung der lebenden Substanz in recht verschiedener Weise, je nach der Beschaffenheit des Reizanlasses, bewirkt werden könnten (Pfeffer 1904 S. 229). In einer Hinsicht scheinen aber diese Reizleitungsvorgänge doch von jenen physikalisch-chemischen Vorgängen verschieden zu sein, nämlich darin, dass durch den Reizanstoss nicht eine vollständige Umwandelung statthat, sondern nur eine Veränderung, die in bestimmter Weise der Intensität des Reizanlasses proportional ist. Auch müssen jedenfalls die Vorgänge bei der Reizleitung entweder reversibel oder doch wenigstens reparabel sein, da die zugeleitete Erregung meist schon nach kurzer Zeit wieder abklingt.

Die Annahme, dass viele Reizleitungsvorgänge dieser Gruppe auf Prozessen beruhen, die den eben erwähnten irgendwie analog sind, würde aber wohl nur dann möglich sein, wenn die Plasmodesmen aus kontinuierlichen Strängen lebender Substanz bestehen. In der Tat konnte z. B. für den Einfluss des Zellkernes auf die Zellhautbildung von Townsend (1897a, S. 495) die wichtige Tatsache festgestellt werden, dass dieser Einfluss sich selbst durch den dünnsten Plasmafaden, Kontinuität der lebenden Substanz vorausgesetzt, niemals aber bei noch so inniger Berührung lebender Plasmateile durch die Kontaktstelle geltend macht (vergl. auch Pfeffer 1896a, S. 508).

Nicht ausgeschlossen ist es aber, dass eine genauere Untersuchung der Reizleitungsvorgänge auch noch ganz andere Prozesse als entscheidend für diese oder jene Transmission kennen lehrt. Da, wo sich der Reiz nur über eine ganz kleine Stelle vom Reizorte ausbreitet, könnte die Übertragung eventuell z. B. durch Übertritt von lebender Substanz aus einer Zelle in die andere mittelst der Plasmaverbindungen zustande kommen. Dies wäre namentlich bei der Reizleitung des Wundreizes möglich: Haben doch Miehe (1901, S. 115 ff.) und andere Forscher (vergl. die Literatur bei Koernicke, 1903, S. 100 ff.) gezeigt, dass bei einer Verwundung, allerdings nur in nächster Nachbarschaft der Wunde, die Kerne blitzartig schnell in benachbarte Zellen hinüberschlüpfen können.

Aber auch auf andere Weise wäre es möglich, dass durch Übertragung von Substanz in lebenden Zellen eine Reizleitung vermittelt würde, freilich nur in sehr langsamer Weise, weshalb diese Art der Übertragung höchstens bei einigen Innenreizen in Betracht kommen dürfte. Wir kennen nämlich eine sehr merkwürdige Art von Infektionskrankheiten bei Pflanzen, die sog. infektiöse Chlorose, bei der die Infektion nach allen Beobachtungen wohl sicher

nicht durch einen organisierten Infektionserreger zustande kommt, sondern durch Übertragung irgend eines krankhaften Stoffwechselproduktes solcher Art, dass es erstens in den bisher nicht befallenen Organteilen die Chlorose hervorruft und zweitens hier auch die Zellen veranlasst, dasselbe Stoffwechselprodukt von neuem zu bilden. Alles spricht dafür, dass dieses krankheitserregende „Gift" nicht auf toten Bahnen, sondern durch die lebenden Zellen übermittelt wird. Doch scheint es sich bei dieser Übermittelung nicht schlechthin um eine Diffusion zu handeln, sondern um irgend einen „vitalen" Vorgang, der unter aktiver Beteiligung der lebenden Substanz erfolgt. Die Literatur über diese Krankheit findet man bei Baur (1904, 1906) zusammengestellt[1]). Wie weit dieser Vorgang den Erscheinungen der Stoffwanderung an die Seite gestellt werden kann, bei denen ebenfalls lebende Zellen beteiligt sind, entzieht sich vorläufig noch der Beurteilung.

Über die Vorgänge, die der Fortleitung elektrischer Spannungsänderungen bei den Pflanzen zugrunde liegen könnten, habe ich mich schon im VII. Abschnitte auf S. 116 ff. geäussert und dort auch die Ansicht ausgesprochen, dass die elektrischen Spannungsänderungen möglicherweise, ja sogar wahrscheinlicherweise, nichts anderes als eine Begleiterscheinung der fortschreitenden Erregung sind, ohne selbst für die Reizausbreitung massgebend zu sein.

Übrigens dürfte ohne weiteres aus dem Vorstehenden auch hervorgegangen sein, dass keinerlei Grund vorliegt, anzunehmen, die so verschiedenen Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen seien sämtlich auf elektrische Phänomene zurückzuführen.

B. 2. Untergruppe. Die Reizleitung löst eine tropistische Reizreaktion aus.

Die tropistischen Reizleitungsvorgänge sind zweifellos die interessantesten Transmissionen, die es bei den Pflanzen gibt. Denn von ihnen hängt in ganz auffälliger und noch dazu ganz besonderer Weise die Qualität der Reizreaktion ab, in einer Weise, wie es bei keinem anderen Reizleitungsvorgange der Fall ist. Bei den tropistischen Reizvorgängen wird nicht nur durch die Qualität der Transmission bestimmt, ob die Reaktion eine geotropische, phototropische, traumatotropische usw. ist, sondern jedesmal auch, in welcher Richtung die Krümmung erfolgen soll: Die Richtung der Krümmung nämlich hängt davon ab, auf welcher Seite des Perzeptionsorganes der Reizanlass hauptsächlich angreift. Danach ist also die tropistische Reaktion eine Funktion sowohl der sensorischen als auch der duktorischen

[1]) Eine Annahme von Nägeli (z. B. 1884, S. 57), dass manche Reiztransmissionen auch in geschlossenen lebenden Zellen durch besondere „Schwingungszustände" der Cellulosezellmembranen geleitet werden könnten, hat wohl nach unseren heutigen physikalisch-chemischen Kenntnissen keine Bedeutung mehr (vergl. dazu auch Strasburger 1882, S. 249; Pfeffer 1885, S. 528).

Prozesse des ganzen Reizvorganges. Diese Erwägungen weisen schon darauf hin, dass bei der Leitung tropistischer Vorgänge interessante Besonderheiten obwalten müssen. Seltsamerweise wurde dieses, auch für andere reizphysiologische Fragen bedeutungsvolle Problem bisher nicht weiter aufzuklären versucht. Einige mehr nebenher angestellte Versuche von Czapek (1898, S. 216 ff.), Němec (1901 a, b, c) und Pollock (1900, S. 14 ff.), durch die eigentlich nur ermittelt werden sollte, ob die tropistische Reizleitung eine reine Längsleitung ist oder ob auch eine Querleitung möglich ist, haben den Kern des Problems nicht berührt. Czapek beobachtete an Wurzeln geotropische Krümmungen, die, mit einem in 2 mm Entfernung von der Spitze bis zur Mitte des Wurzelkörpers versehenen queren Einschnitt, horizontal gelegt worden waren. Diese und die ähnlichen Experimente Němecs sind schon deshalb nicht einwandfrei, weil wir ja nicht sicher wissen, ob nicht auch in der Wachstumszone der Wurzel eine geotropische Perzeption möglich ist. Auch die Versuche Pollocks über die Leitung des traumatotropen Reizes in der Wurzel, aus denen er schliesst, dass die Reizleitung in der Längsrichtung ebensogut möglich sei wie in der Querrichtung, gestatten noch keinen Einblick in die Reizverkettung. Gerade diejenigen Fragen, die für die Aufhellung des Problems am wichtigsten sind, wurden durch diese Versuche weder präzisiert noch auch wurde ihre Lösung angestrebt.

Alle diese Gründe veranlassten mich in Anbetracht des grossen Interesses, welches das Problem der tropistischen Reizverkettung bietet, durch eigene Untersuchungen[1]) die Lücke nach Möglichkeit auszufüllen. Wenn irgendwo, so war am ehesten bei dieser Art von Reizleitungsvorgängen Aussicht vorhanden, die Fragen, die zur Aufhellung des Wesens der Transmission gelöst werden müssen, wenigstens bis zu einem gewissen Grade zu klären, wenn es nur gelang, geeignete Versuchsobjekte zu finden. Von vornherein liess sich sagen, dass die Wurzeln keine günstigen Objekte sind. Dagegen erwiesen sich die Keimlinge des Hafers als sehr geeignetes Versuchsmaterial, vor allen Dingen deshalb, weil sie im Gegensatz zu fast allen sonst in Betracht kommenden Pflanzen sehr unempfindlich gegen fast jede Art der Verwundung sind. Bei ihnen ist es bekanntlich die Leitung des Phototropismus, die sich an dem hohlzylindrisch gestalteten Keimblatt sehr leicht beobachten lässt. Über die Mechanik der Reizreaktion, deren Kenntnis zum Verständnis des folgenden übrigens nicht unbedingt nötig ist, sei vorausgeschickt, dass die phototropische Krümmung durch ungleich intensives Wachstum einander gegenüberliegender Seiten des reagierenden Organs zustande kommt.

Es bereitete keine grossen Schwierigkeiten, exakt nachzuweisen, dass der phototropische Reiz von der einseits beleuchteten Spitze des Keimblattes zu der verdunkelten Basis auch dann ungehindert geleitet wird, wenn man, natürlich innerhalb der verdunkelten Zone, das Keimblatt in querer Richtung

[1]) Ihre Veröffentlichung wird in nächster Zeit erfolgen.

halb durchschneidet. Dabei ist die Tatsache von besonderer Wichtigkeit, dass es ganz gleichgültig ist, ob der Einschnitt auf der gleichen Seite oder auf der entgegengesetzten Seite wie der Lichteinfall oder rechtwinklig dazu gemacht wird: In jedem Falle ist die Richtung der Krümmung unterhalb der Wunde allein von der Richtung abhängig, von der die Spitze einseitig beleuchtet wird. Auch dadurch wird an dem positiven Erfolge nichts geändert, dass man den etwaigen Einfluss eines Kontaktes der Wundränder dadurch aufhebt, dass man ein Stanniolplättchen in die Wunde einschiebt oder ein 1—2 mm breites Stück des Keimblatthohlzylinders von der Länge des halben Umfanges auf der einen Seite mit einem Messer wegnimmt. Selbst wenn man überhaupt jede geradlinige Leitung des Reizes durch zwei quere, an entgegengesetzten Seiten in 1—2 mm Entfernung voneinander angebrachte Einschnitte, je bis über die Mitte, unmöglich macht, wird der phototropische Reiz gleichwohl noch immer über die Wundstellen hinaus basalwärts geleitet; dabei ist wiederum die Orientierung der Einschnitte gegenüber der Richtung des Lichteinfalles völlig gleichgültig. Ja, die Reiztransmission scheint durch alle diese Eingriffe nicht einmal namhaft verlangsamt zu werden; wenigstens beginnt die Krümmung in den Basalteilen der verwundeten Keimblätter ebenso oder annähernd ebenso zeitig wie in entsprechend an der Basis verdunkelten, aber nicht verwundeten Vergleichskeimlingen.

Aus allen diesen Versuchen ist zunächst einmal zu ersehen, dass der Reiz nicht allein in der Längsrichtung sich fortpflanzt, sondern dass er ebensogut auch in querer Richtung geleitet werden kann; ferner, dass die Krümmung unterhalb der Operationsstelle auch dann stets ihre ganz bestimmte Orientierung gegenüber dem Lichteinfalle auf die Spitze behält, wenn man den Reiz zwingt, sich streckenweise in querer Richtung, von vorn nach hinten, von hinten nach vorn oder auch seitlich, auszubreiten. Durch diese Tatsachen werden aber einige Vorstellungen über die Art der Reizvermittelung, die man sich wohl von vornherein machen könnte, als unmöglich von der Hand gewiesen. Man könnte etwa zunächst, ohne weitere analytische Studien, meinen, bei der Reizvermittelung seien vielleicht Diffusionsvorgänge von wesentlicher Bedeutung, in der Weise, dass in den belichteten Stellen der Spitze infolge der Reizung chemische Umsetzungen statthätten, deren Bildungsprodukte in das nicht direkt gereizte Gewebe diffundierten. Ihre in verschiedenen Richtungen ungleich schnell fortschreitende Ausbreitung könnte alsdann die Reaktionszone über die Lage des Reizortes „orientieren" und irgendwie Anlass zu der bestimmt gerichteten Krümmungsreaktion geben. In der Tat hat Czapek verschiedentlich (1898, S. 218), namentlich im Anschlusse an seine Homogentisinsäurestudien (1902, S. 467) auf diese Möglichkeit hingewiesen. Ebensowenig genügt aber zur Erklärung der Reizverkettung die Vorstellung, dass eine durch den Lichtreiz veranlasste chemische Veränderung des Plasmas sich von der am intensivsten beleuchteten Stelle des

Perzeptionsorganes innerhalb der lebenden Substanz allmählich über die nicht direkt gereizten Teile des Keimblattes ausbreitet und, in ähnlicher Weise wie oben, durch ungleich schnell vom Reizorte aus stattfindende Fortpflanzung die Reaktionszone über die Angriffsrichtung des Reizanlasses „informiert". Ohne weiteres von der Hand zu weisen ist schliesslich durch meine Beobachtungen auch die weitere, naheliegende Annahme, dass ein Erregungszustand von der am hellsten beleuchteten Seite der Spitze nur longitudinal — einseitig — nach der Basis geleitet werde und dass die dadurch geschaffene Verschiedenheit zwischen erregter Seite und nicht erregter Seite der Reaktionszone Anlass zu der bestimmt gerichteten Krümmung gäbe. Dagegen spricht übrigens ausserdem noch die Beobachtung, dass Keimlinge, deren Spitzen allseitig gleichmässig beleuchtet werden, sich niemals in der verdunkelten Basis phototropisch krümmen, wenn man am oberen Ende des verdunkelten Teiles einen queren Einschnitt bis zur Mitte macht.

Alle meine Versuche weisen vielmehr auf das Bestimmteste darauf hin, dass in irgendwelcher Weise schon innerhalb der Perzeptionszone, unabänderlich so lange die Reizung währt, durch den einseitigen Angriff des Reizanlasses und die davon abhängige Perzeption festgelegt wird, in welcher Richtung sich die Reaktionszone krümmen soll, und dass diese induzierte „phototropische Besonderheit" es ist, die durch Transmission dem Reaktionsorgan übermittelt wird.

Diese Übertragung wäre auf verschiedene Weise denkbar. Einmal nämlich könnte eine Art „polarer Gegensatz" im Perzeptionsorgane von vornherein vorhanden sein, zweitens könnte ein solcher Gegensatz in ihm durch den einseitigen Angriff des Reizanlasses auch erst ausgebildet werden. Das erstere wäre, ganz schematisch, in folgender Weise vorstellbar: In der Perzeptionszone sind die über den ganzen Umfang verteilten Zellen a, b, c, d usw. jede in anderer Weise „abgestimmt". Fällt das Licht auf Zelle a, so wird der Reizzustand des ganzen Perzeptions- und Reaktionsorganes, durch Ausbreitung der Erregung von a, ein anderer wie wenn das Licht auf b oder c fällt; die Reaktionszone krümmt sich nach a, wenn sie in den Reizzustand a, nach b, wenn sie in den Reizzustand b versetzt wird. Durch weitere Versuche musste ich mich aber leider überzeugen, dass auch diese Annahme nicht zutreffend sein kann. Wenn man nämlich die Perzeptionszone halbiert, die eine Hälfte entfernt und in zweckentsprechender Weise die Austrocknung der anderen Hälfte verhindert, so beobachtet man bei einseitiger Beleuchtung, dass sich die übrig gebliebene Hälfte stets ausgesprochen phototropisch krümmt, wie sie auch dem Lichte gegenüber orientiert sein mag, ja sogar, dass wie sonst, wenn auch schwächer, noch eine Reizleitung nach der unverletzten, verdunkelten Basis besteht. Da also die eine Hälfte (ja noch ein grösserer Teil) des Umfanges für den positiven Erfolg unwesentlich ist, so kann jene Annahme nicht richtig sein. Gleichzeitig lehren diese Versuche

augenscheinlich, dass auch die Annahme eines „polar gebauten" Perzeptionsorganes innerhalb einer jeden Zelle weder die Perzeption noch auch die Reiztransmission verständlich macht.

Sonach bleibt also nichts anderes übrig, als anzunehmen, dass durch die ungleichmässige Beeinflussung des Perzeptionsorganes durch die Belichtung während oder nach der Perzeption ein „polarer Gegensatz" in den Zellen des Perzeptionsorganes erst geschaffen, induziert wird, der sich ins Reaktionsorgan fortpflanzt. Gleichzeitig lässt sich aus meinen sämtlichen Versuchen entnehmen, dass dieser „polare Gegensatz" nicht schlechthin zwischen belichteter und nicht belichteter Hälfte der Perzeptionszone ausgebildet werden kann, sondern dass er notwendigerweise mindestens in einer jeden Zelle hergestellt werden muss; sonst wäre es ja gar nicht zu verstehen, wie der phototropische Reiz in Koleoptilen mit solchen doppelten Quereinschnitten, die von entgegengesetzten Seiten bis über die Mitte gemacht sind, „um die Ecke" geleitet wird. Ja, man muss die Frage eingehend prüfen, ob nicht sogar der induzierte „polare Gegensatz" innerhalb des Plasmas jeder Zelle für diskrete Plasmateilchen angenommen werden muss, um die Mechanik der Reizleitung ganz verständlich zu machen. Doch kann ich an dieser Stelle darauf nicht weiter eingehen. Auf jeden Fall muss gefordert werden, dass der induzierte „polare Gegensatz" sich in seiner Orientierung erhält, mag er nun bei der Reizausbreitung über ungereizte Stellen von hinten nach vorn, von vorn nach hinten oder aber seitlich (von rechts nach links oder von links nach rechts) übertragen werden.

Schon alle diese Erwägungen machen bei unseren heutigen allgemeinen Kenntnissen die Annahme unabweislich, dass die tropistische Reizleitung nur durch aktive Beteiligung der lebenden Substanz zustande kommen kann. Gleichwohl schien es mir wichtig genug, dieser Frage besondere direkte Untersuchungen zu widmen. Es wurde zu dem Zwecke eine lokale Zone der Reizleitungsbahn durch einige Aussenumstände in verschiedener Weise beeinflusst. Soweit diese, noch nicht abgeschlossenen, übrigens sehr zeitraubenden Versuche ein Urteil gestatten, wird die Reizleitung in Temperaturen, die, unterhalb des Supramaximums gelegen, erfahrungsgemäss Wärmestarre zur Folge haben (38—40°), aufgehoben, ebenso in Kohlensäure. Schon durch diese Beobachtungen wird die aktive Beteiligung der lebenden Substanz an der Reistransmission ausser Frage gestellt.

Die im vorhergehenden versuchte Präzisierung, dass nämlich durch die phototropische Reizursache ein „polarer Erregungszustand" der lebenden Substanz in der Perzeptionszone induziert wird und dass das Wesen der Reizleitung in der Ausbreitung eben dieses polaren Erregungszustandes innerhalb des Plasmas von Zelle zu Zelle oder von Plasmateilchen zu Plasmateilchen beruht, gibt selbstverständlich noch keine restlose Erklärung des Reizleitungsvorganges, sondern nur eine möglichst kurze, prägnante Um-

schreibung der gesamten, von mir beobachteten Tatsachen. Eine Erklärung wäre erst dadurch möglich, dass es gelänge, diese geforderte, in der lebenden Substanz induzierte „Polarität" auf uns sonst bekannte Vorgänge zurückzuführen. In dieser Hinsicht lassen sich aber leider vorläufig keinerlei Anhaltspunkte gewinnen, da analoge physikalisch-chemische Vorgänge bis jetzt ganz unbekannt sind.

Dieser Versuch einer Analyse des phototropischen Reizvorganges, der in meiner ausführlichen Arbeit noch weiter ausgeführt werden muss, scheint mir deshalb lehrreich, weil er uns wieder einmal bei einem Vorgange, dessen Erklärung unbefangenen Beurteilern so einfach erscheinen könnte, auf die ungeheure Kompliziertheit der „vitalen" Prozesse hinweist, eine Kompliziertheit, die vorläufig jeder tieferen Einsicht spottet, weil wir die physikalisch-chemischen Bedingungen des plasmatischen Systems noch gar nicht durchschauen. Dies bedeutet wohl eine genügende Mahnung zur Vorsicht bei allen Versuchen, die gemacht werden, um die „vitalen" Vorgänge schon jetzt unter Heranziehung analoger physikalisch-chemischer Vorgänge erklären zu wollen.

Ob die Leitung anderer tropistischer Reize in ähnlicher Weise vor sich geht, entzieht sich der Beurteilung. Schon für die Untersuchung des phototropischen Transmissionsvorganges war kein anderes der zahlreichen, geprüften Objekte ausser den Keimlingen des Hafers geeignet. Auch über die Leitung des traumatotropen Reizes in der Wurzel habe ich fast keine entscheidenden Versuche anstellen können, da sich die Wurzeln als sehr empfindlich gegen entsprechende Verwundungen erwiesen. Nur soviel glaube ich mit Sicherheit sagen zu können, dass eine traumatotrope Reizleitung auch dann noch möglich ist, wenn die Wurzel auf der Seite der Reizung unterhalb der Spitze bis zur Mitte quer durchschnitten wird (vergl. über ähnliche Ergebnisse Pollock 1900, S. 14 ff.).

4. Begriffsbestimmung der Reizleitungsvorgänge.

Schon verschiedentlich habe ich darauf hingewiesen, dass meiner Abhandlung nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse nicht wohl ein anderer als ein analytischer Charakter gegeben werden konnte. Sonach liess es sich nicht umgehen, zunächst mit einer provisorischen Definition dessen auszukommen, was unter Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen verstanden werden sollte. Nun, nachdem alle Tatsachen mitgeteilt sind, die über den Ablauf der Reiztransmissionen vorliegen, entsteht aber für uns die Pflicht, zu untersuchen, ob nicht mit Hilfe aller dieser Tatsachen eine, wenigstens für die Bedürfnisse der nächsten Zukunft genügende, schärfere Begriffsbestimmung der Reizleitungsvorgänge möglich ist oder ob die provisorische Definition auch weiterhin zweckmässigerweise beizubehalten ist.

Nach der vorläufigen Definition, die meiner Abhandlung zugrunde gelegt wurde, sind alle jene Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Organen oder Organteilen der Pflanze als Reizleitungsvorgänge bezeichnet worden, bei denen die Vermittelung durch lebende Zellen erfolgt, unter Ausschluss aller derjenigen Wechselbeziehungen, die allein auf Ernährungseinflüssen und Stoffleitungsvorgängen beruhen, also der Ernährungskorrelationen. Diese Begriffsbestimmung weicht, wie man sofort sieht, nicht unwesentlich von derjenigen ab, die die Tierphysiologen für den tierischen Organismus eingeführt haben. Danach würde man als Reizleitungsvorgänge nur diejenigen Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Organen oder Organteilen eines Organismus bezeichnen können, die durch Vermittelung lebender Zellen unter aktiver Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz[1]) zustande kommen. Es entsteht sonach die Frage, ob es nicht möglich, ja sogar zweckmässig wäre, den Begriff Reiztransmission auch für die Pflanze entsprechend eng zu fassen. Darauf ist die Antwort nicht schwer, wenn man meine theoretischen Erörterungen über das Wesen der Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen verfolgt hat.

Wollte man den Begriff in dieser Weise einengen, so würde eventuell eine ganze Anzahl höchst auffälliger Vorgänge, ja sogar gerade jener, die man seit langer Zeit für die charakteristischsten Reizleitungsvorgänge der Pflanzen gehalten hat, nicht unter den Begriff Reiztransmissionen fallen, so vor allem die nach Verwundungen auftretenden Wechselbeziehungen bei Mimosa, Biophytum, Neptunia und den Ranken; vorausgesetzt, dass diese Beziehungen zwar in lebenden Zellen, aber in grob mechanischer Weise durch Flüssigkeitsbewegung und dadurch bedingte Druckschwankungen zustande kommen, eine Auffassung, die, wie ich zeigte, noch durchaus hypothetisch ist. Aber auch die Leitung des Stossreizes im Blatte von Dionaea, im Bewegungsgelenk von Mimosa usw. würde alsdann möglicherweise streng genommen nicht als Reizleitungsvorgang bezeichnet werden dürfen, falls nämlich die Ansicht als richtig erwiesen werden könnte, dass in diesen Fällen die Wechselbeziehung nur durch Fortpflanzung der Stossreizreaktion von Zelle zu Zelle bewirkt wird. In diesem Falle wären an der „Leitung“ zwar wiederum nur lebende Zellen beteiligt, ja sogar unter aktiver Beteiligung ihrer lebenden Substanz, aber die Transmission würde sich doch ganz wesentlich dadurch von der beim Tiere unterscheiden, dass von einer Zelle zur anderen kein Erregungszustand in den Plasmaverbindungen von der Perzeptionsstelle aus fortgeleitet wird, sondern die Übermittelung nur dadurch veranlasst wird, dass die Zellen nacheinander durch die Stossreizreaktionen in den vorhergehenden, nämlich durch ihre Erschlaffung, also wiederum durch eine Art

[1]) Ob in den Reizleitungsbahnen der Tiere wirklich überall echte Kontinuität, oder an manchen Stellen nur sehr innige Berührung der lebenden Substanz besteht, diese schwierige Frage braucht hier nicht berücksichtigt zu werden.

von Stossreiz, gereizt werden. Die Plasmaverbindungen würden dabei also gar nicht beteiligt sein.

Diese beiden Beispiele zeigen schon, dass es vorläufig nicht zweckmässig wäre, den Begriff „Reiztransmission" bei der Pflanze so eng zu fassen wie beim Tiere. Eine entsprechende Einengung kann vielleicht später einmal von Bedeutung werden, wenn nämlich durch weitere Untersuchungen sich herausstellen sollte, dass die Reizleitung bei Mimosa und die Leitung des Stossreizes bei Dionaea usw. doch nur durch die Annahme einer aktiven Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz verständlich wird. Sollte aber für diese Wechselbeziehungen das Gegenteil als richtig erwiesen werden, so würde auch in Zukunft eine weitere Fassung des Reizleitungsbegriffes als bei den Tieren empfehlenswert sein. Man könnte ja alsdann vielleicht die Reizleitungsvorgänge, die in lebenden Zellen ohne aktive Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz ablaufen, als „unechte" oder mit A. Meyer (1902, S. 168 ff.) als „Anstossleitungen" den „echten" gegenüberstellen.

Vorläufig also wird die Begriffsbestimmung, die meiner Abhandlung zugrunde gelegt wurde, wohl als die allein brauchbare und zweckmässige gewählt werden müssen. Und damit habe ich, denke ich, die Auswahl der Wechselbeziehungen genügend gerechtfertigt, die in meiner Abhandlung stattgefunden hat. Da, wo sie sich als fehlerhaft erweisen sollte, liegt dies weniger an der Methode der Auswahl als an der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse. Es wäre erfreulich, wenn durch weitere Untersuchungen bald weiteres Licht auf alle diese, auch für die allgemeine Biologie so interessanten Erscheinungen fallen würde.

Abschnitt IX.

Beziehungen der Reizleitungsvorgänge zu den anderen Teilen des Reizvorganges.

1. Direkte Reizung oder Reflex?

Zur Ergründung der Reizleitungsvorgänge ist nicht nur eine genaue Kenntnis der Reizleitungsbahnen und des äusseren Ablaufes der Transmissionsprozesse nötig, sondern auch eine Einsicht in die Beziehungen erforderlich, die zwischen jedem Reizleitungsvorgange und den übrigen Teilen des Reizprozesses, der Perzeption und der Reaktion, bestehen. Leider lassen sich diese Beziehungen bisher ebensowenig hinreichend durchschauen wie so viele andere Erscheinungen, die mit den Reizleitungsvorgängen verbunden sind.

Wenn man die Reizleitungsvorgänge bei Pflanzen und Tieren (Metazoen) in ihrer Gesamtheit vergleicht, so tritt namentlich ein grosser Unterschied sofort deutlich hervor: Während nämlich bei den charakteristischsten normalen

Reiztransmissionen der Tiere (Metazoen) zwischen dem Perzeptionsorgan und der Reaktionszone nicht eine einfache Reizleitungsbahn eingeschaltet ist, sondern eine zusammengesetzte, bestehend aus sensorischer Bahn, Zentralorgan und motorischer Bahn, infolgedessen bei ihnen auch von einer zusammengesetzten Leitung gesprochen werden kann, finden wir bei den Pflanzen solche Differenzierungen nicht: Bei ihren Reizvorgängen ist allem Anscheine nach fast stets die Perzeptionszone durch eine einfache Bahn und eine einfache Leitung mit der Reaktionszone verbunden. Jedenfalls liegt zunächst keinerlei Beobachtung vor, die dazu nötigte, bei den meisten dieser Reizverkettungen, wie z. B. der Leitung des Stossreizes bei Mimosa, Biophytum, Dionaea, den Ranken und Blütenteilen, bei der Leitung des Wundreizes, den Reiztransmissionen der Innenreize und den Reizleitungsvorgängen bei einzelligen Pflanzen, ein distinktes Zentralorgan anzunehmen. Alles spricht dafür, dass alle diese Vorgänge im wesentlichen ebenso zu bewerten sind, wie die Reizleitungen, die durch eine direkte Reizung des mit dem Erfolgsorgane verbundenen motorischen Nerven oder durch eine direkte Reizung des Muskels ausgelöst werden. Dass die Gesamtheit der tropistischen Reizvorgänge, auch jener, bei denen, wie bei dem phototropischen Reizprozesse mancher Graskeimlinge, die Perzeptionszone und die Reaktionszone völlig getrennt sind, in ihrem Verhalten den tierischen Reflexvorgängen irgendwie ähnlicher sind als die übrigen Reizvorgänge der Pflanzen, lässt sich aus den bisherigen Beobachtungen nicht entnehmen[1]).

So haben wir denn gar keinen Grund, diejenigen Reizvorgänge der Pflanzen und Protozoen, bei denen Reizleitungsprozesse beteiligt sind, oder gar die Reizleitungsprozesse der Pflanzen überhaupt, als „Reflexvorgänge" zu bezeichnen, wie es z. B. von Oltmanns (1892, S. 265) und Czapek (1898, S. 178 ff.) vorgeschlagen wurde und seitdem in der Literatur hie und da immer wieder geschieht. Ja, im Interesse einer klaren und prägnanten Begriffsbildung und Begriffsbestimmung in der Reizphysiologie ist sogar dringend zu wünschen, dass die Reizvorgänge der Pflanzen nicht als Reflexvorgänge bezeichnet werden, der Begriff Reflexvorgang vielmehr für alle die Reizprozesse reserviert werde, bei denen die Reizleitung zusammengesetzt und ein „Zentralorgan" in sie eingeschaltet ist, im besonderen für diejenigen Reizprozesse, bei denen die Reizleitung nur durch Vermittlung besonders differenzierter Bahnen, der Nerven, zustande kommt. Darauf ist von seiten der Tierphysiologen öfters mit Nachdruck hingewiesen worden, so z. B. von Beer, Bethe und Uexküll (1899, S. 517 ff.), die auch den Vorschlag machten, diejenigen Reizreaktionen, die auf protoplasmatischem Wege ohne Vermittlung differenzierter Elemente eingeleitet werden, also die Reizreaktionen der Pflanzen und einzelligen Tiere, als Antitypien, diejenigen da-

[1]) Dies gilt auch für die Wurzelspitze. Gegenteilige Auffassung bei Czapek (1898, S. 216 ff.).

gegen, die durch differenzierte Elemente, die Nerven, vermittelt werden, als Antikinesen zu bezeichnen. Wenn ich auch nicht geneigt bin, mich diesem Vorschlag anzuschliessen, so scheint mir doch soviel sicher, dass die meisten Reizvorgänge der Pflanzen zwar die grösste Ähnlichkeit mit demjenigen Reizvorgange besitzen, der durch eine direkte Reizung des Muskels oder durch direkte Reizung des mit dem Muskel verbundenen motorischen Nerven ausgelöst wird, gar keine Ähnlichkeit dagegen mit einem echten Reflexvorgange. Ein „Organ", „in welchem der Umsatz der zugeführten Erregung in die aktive Bewegung erfolgt" (Czapek 1898, S. 180), oder anders gesagt eine solche Stelle müssen wir selbstverständlich im Muskel überall da annehmen, wo die zugeleitete Erregung sich in die kontraktorische Bewegung umsetzt. Daraus schon ist zu ersehen, dass ein solches Organ nicht dem tierischen Reflexzentrum entsprechen kann, wie Czapek als Ausgangspunkt seiner Begriffsbestimmung der pflanzlichen Reizvorgänge als Reflexvorgänge annimmt (1898, S. 180). Zudem wird im tierischen Reflexzentrum nicht die zugeführte Erregung in aktive Bewegung, sondern die sensorische in die motorische Leitung „umgesetzt" [1]). Bezeichnet man die Reizvorgänge der Pflanzen schlechthin als Reflexvorgänge, so muss man auch den Reizprozess, der durch direkte Reizung des Muskels ausgelöst wird, als Reflex bezeichnen. Das wird aber wohl keinem Tierphysiologen einfallen.

Nur ein einziger Reizvorgang ist bisher bei Pflanzen beobachtet worden, der in mancher Hinsicht eine gewisse Ähnlichkeit mit einem echten Reflexvorgang haben könnte. Dies ist, wie ich im ersten Teile meiner Abhandlung schon zeigte, der Reizvorgang im Blatte von Drosera. Und zwar beruht die Ähnlichkeit auf der Zusammensetzung des Reizleitungsvorganges aus zwei Teilen, von denen der eine in den anderen in einem besonderen Organe „umgesetzt" wird. Dagegen haben wir hier keine besonderen nervenartigen Leitungsorgane wie beim echten Reflex. In dem Blatt von Drosera hat nämlich die Reizung eines zentralen Blatttentakelköpfchens eine Ausbreitung des Reizes über das ganze Blatt zur Folge, durch die erstens die Krümmung der übrigen Tentakeln, zweitens auch die Sekretionstätigkeit der Köpfchendrüsen ausgelöst wird. Die Sekretionstätigkeit veranlasst ihrerseits in den Zellen des Köpfchens die Aggregation, die sich basalwärts mehr oder weniger ausbreitet. Zwischen die Aggregation in einem exzentrischen Tentakel und der Reizung eines Zentraltentakels ist also als „Zentralorgan" das Drüsenköpfchen des exzentrischen Tentakels eingeschaltet. Der „sensorische Teil" des

[1]) Neuerdings ist übrigens verschiedentlich von Tierphysiologen die Ansicht ausgesprochen worden, dass das Zentralorgan keine spezifische Bedeutung beim Reflexvorgange besitze, dass in ihm nicht die sensorische in die motorische Leitung „umgesetzt" werde, so B. von Loeb 1899, S. 5 und von Bethe 1903, S. 105, S. 249, S. 327 ff. Aus den Polemiken, die sich an diese Arbeiten angeschlossen haben, habe ich aber doch das Urteil gewonnen, dass das Zentralorgan im allgemeinen als ein recht wichtiger Teil der Reflexvorgänge angesehen wird.

„Reflexbogens" besteht gewissermassen in der Leitung des Primärreizes vom primär gereizten Zentraltentakel zu den Drüsenköpfchen der exzentrischen Tentakel. Durch die Auslösung der Sekretionstätigkeit in den sekundär gereizten Drüsenköpfchen der exzentrischen Tentakeln erfolgt alsdann die Umsetzung in den „motorischen Teil des Reflexbogens"; als Folge der motorischen Leitung tritt schliesslich die Aggregation ein. Freilich werden wir diesen Reizprozess trotz mancher Ähnlichkeit mit den echten nervösen Reflexen nur als einen analogen Vorgang zu diesen Reflexen betrachten dürfen.

2. Beziehungen der Reizleitungsvorgänge zum Perzeptions- und zum Reaktionsprozesse.

Bei der mangelhaften Einsicht, die wir zurzeit in das Wesen aller Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen besitzen, darf es nicht wundernehmen, dass wir über die Beziehungen der Reiztransmissionen zur Perzeption und Reaktion so gut wie nichts wissen. Unter diesen Umständen kann es hier nur darauf ankommen, einige allgemeinere Gesichtspunkte zu entwickeln und die Hypothesen in aller Kürze zusammenzustellen, die man, im Anschlusse an bestimmte Annahmen über das Wesen einiger der Reizleitungen, ausgesprochen hat.

Der Kern aller der Fragen, die bei einer Analyse der Beziehungen zwischen Perzeption, Transmission und Reaktion auftauchen, besteht natürlich in dem Problem, wie der „Erregungsvorgang" im Perzeptionsorgan so auf das Reaktionsorgan übertragen werden kann, dass eine adäquate Reizreaktion in ihm erfolgt. Dieses Problem entsteht immer wieder von neuem, so oft wir es mit verschiedenen Arten der Reizübermittelung zu tun haben.

A. Reiztransmissionen von Aussenreizen unter aktiver Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz.

a) Nicht tropistische Reize.

Verhältnismässig am einfachsten scheint seine Lösung für diejenigen Reiztransmissionen von Aussenreizen, für die wir annehmen dürfen, dass sie unter aktiver Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz zustande kommen, mit Ausnahme der tropistischen Reizleitungen. In diesem Falle werden nämlich hinreichende Beziehungen zwischen den Endgliedern des Reizprozesses, der Perzeption und der Reaktion, durch die Ausbreitung der Erregung vom lokalen Reizorte über die lebende Substanz bis zum Erfolgsorgan gegeben sein. Am einfachsten könnte man sich diese Beziehungen in der Weise denken, dass diejenige durch den Aussenreiz ausgelöste, chemische Veränderung an der Reizstelle, die wir als Erregung des Plasmas bezeichnen,

vom Reizorte aus nach und nach auch die übrige, nicht direkt gereizte, lebende Substanz bis zum Reaktionsorgan ergriffe, indem die chemische Veränderung an der einen Stelle eine gleiche Veränderung an den benachbarten Stellen des Plasmas nach sich zöge. So würde also die Erregung des Reaktionsorganes dieselbe sein wie die der Perzeptionszone.

Diese Annahme zieht aber mit Rücksicht auf unsere sonstigen Kenntnisse von den Perzeptionsvorgängen eine Reihe wichtiger Konsequenzen nach sich. Wir haben nämlich allen Grund anzunehmen, dass die Erregungen, d. h. die chemischen Veränderungen infolge der Reizung, im Perzeptionsorgane je nach der Natur der Reizanlässe ganz verschieden sind, dass also nicht allen Reizanlässen ein und derselbe Erregungsvorgang entspricht. Sonach wäre da, wo die Erregung der Reaktionszone durch Ausbreitung der Erregung vom Perzeptionsorgane aus über ungereizte lebende Substanz zustande käme, auch zu fordern, dass so viele verschiedene Reizleitungsprozesse auseinandergehalten werden müssten als es verschiedene Arten der Erregung im Perzeptionsorgane gäbe. Da nicht jeder dieser Erregungen, die zum Erfolgsorgane gelangt, eine und dieselbe Reaktion zu entsprechen braucht, sondern mit jeder Erregung eine andere Reaktion verknüpft sein könnte, so würde es mit dieser Vorstellung leicht verständlich werden, dass der äussere Reizanlass unter Umständen über die Art der Reaktion entscheidet. Wenn man sich die Beziehungen zwischen Perzeption und Reaktion bei einigen Reiztransmissionen in dieser Weise vorstellt — und für den Pflanzenphysiologen, der bei seinen Objekten keine differenzierten Reizleitungsstrukturen, sondern in allen Zellen mehr oder weniger gleich gestaltete Protoplasten findet, ist diese Vorstellung für viele Reiztransmissionen sicherlich auch schon deshalb am naheliegendsten, weil bei den Pflanzen die Perzeptionszone und die Reaktionszone meist nicht scharf getrennt sind, sondern die Reaktion auch in der Perzeptionszone bereits eintritt — so würde nur noch die Frage zu entscheiden sein, ob und wie es kommen kann, dass die lokale Erregung eine gleiche Erregung in der benachbarten lebenden Substanz nach sich zieht. Die *Möglichkeit* eines solchen Vorganges wird uns durch physikalisch-chemische Prozesse vor Augen geführt, die ich schon in Abschnitt VIII besprochen habe. *Wie* dieser Vorgang aber zustande kommt, darüber wissen wir leider zurzeit nichts.

Aber auch in anderer Weise könnten unter Annahme einer Erregungsleitung die Beziehungen zwischen Perzeption und Reaktion gedacht werden. Es könnte nämlich auch so sein, dass nicht die primäre Erregung im Perzeptionsorgan bis zur Reaktionszone geleitet wird, sondern dass die primäre chemische Veränderung des direkt gereizten Plasmas, die verschieden zu denken ist je nach der Natur des Reizanlasses, selbst wieder wie eine Art Reizanlass auf die nicht direkt gereizte lebende Substanz so einwirkt, dass sich in ihr eine anders als in dem direkt gereizten Plasma geartete chemische

Veränderung bis zum Erfolgsorgane ausbreitet. Dabei könnte, ähnlich wie der äussere Reizanlass auf die Natur der chemischen Veränderung im Perzeptionsorgan, so auch die Natur dieser primären chemischen Veränderung am Reizorte auf die Art der Erregung in den Reizleitungsbahnen einen Einfluss haben. Vorstellbar ist es aber auch, dass durch alle verschiedenen Arten der Erregung im Perzeptionsorgan stets nur ein und derselbe Erregungsvorgang in den Reizleitungsbahnen ausgelöst wird. Ob es Reizleitungsvorgänge, die in dieser Weise vermittelt werden, bei den Pflanzen gibt, lässt sich nicht übersehen. Möglicherweise aber kommen sie beim Tier, z. B. in den Nerven, vor.

b) Tropistische Reize.

Beziehungen ganz besonderer Art müssen es sein, die bei den tropistischen Reizvorgängen zwischen dem Perzeptionsvorgang und der Transmission und zwischen Transmission und Reaktion bestehen. Nach meinen noch unveröffentlichten Untersuchungen muss man annehmen, dass in irgendwelcher Weise die ungleichmässige Beanspruchung der Perzeptionszone durch den Aussenreiz einen polaren Gegensatz in den Zellen des Perzeptionsorganes zur Folge hat. Dieser polare Gegensatz muss aber in dem Plasma einer jeden Zelle ausgebildet werden und sich longitudinal, seitlich und quer durch die Plasmaleiber der Transmissions- und Reaktionszone in der Weise fortpflanzen, dass im Plasma auch der nicht direkt gereizten Zellen dieselbe Polarität wie im Perzeptionsorgan ausgebildet wird. Eine eingehendere Analyse des Vorganges im Perzeptionsorgane lässt leicht einsehen, dass die Schaffung dieses polaren Gegensatzes kaum etwas mit der allerersten Erregung des Plasmas durch den Aussenreiz zu tun haben kann. Dafür scheint auch die Trennung der Perzeptionszone und der Reaktionszone zu sprechen, wie sie bei einigen Graskeimlingen vorkommt. Darauf hat zuerst Rothert (1894, S. 164ff.) hingewiesen: „Hier liegt es auf der Hand, dass der zugeleitete Impuls eine Veränderung im Protoplasma des Hypocotyls hervorruft, welche durch directe einseitige Beleuchtung in diesem Organ nicht bewirkt werden kann; das Hypokotyl ist zwar heliotropisch reizbar, aber nicht heliotropisch empfindlich. Heliotropische Reizbarkeit und heliotropische Empfindlichkeit sind somit zwei verschiedene Eigenschaften, welche auf verschiedenen, miteinander nicht nothwendig verbundenen Fähigkeiten des lebenden Protoplasmas beruhen.“ Worin nun freilich dieser induzierte polare Gegensatz beruht, darauf lässt sich vorläufig noch keine Antwort geben (vergl. dazu Abschnitt VIII, 3b).

B. Reiztransmissionen von Innenreizen unter aktiver Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz.

Schwieriger gestaltet sich schon das Problem, wenn es gilt, einen Einblick zu gewinnen, wie die Leitungsvorgänge von Innenreizen gedacht werden

können, die durch aktive Beteiligung von lebender Substanz vermittelt werden. Man wird sich hier vorläufig darauf beschränken müssen, zu sagen, dass ebenso, wie jeder lokale Lebensvorgang des Plasmas in einer Zelle von seinem Erregungszustand abhängt und umgekehrt auch jeder Lebensvorgang lokal wieder den Erregungs- und Gleichgewichtszustand des Plasmas beeinflusst, so auch diese Beeinflussung des Erregungs- und Gleichgewichtszustandes durch lokale Betätigung sich von der lokalen Betätigungsstelle mehr oder weniger weit über benachbartes Plasma ausbreiten kann, vorausgesetzt, dass eine lebende Kontinuität besteht. Wird also z. B. durch Resektion die lokale Betätigungsstelle eines Lebensvorganges entfernt oder die Betätigung sonstwie unmöglich gemacht, so bleibt die Ausbreitung des durch den betreffenden Lebensvorgang modifizierten Erregungs- oder Gleichgewichtszustandes im Plasma aus. Dieses Ausbleiben hat alsdann Änderungen der Lebensvorgänge in anderen Organteilen zur Folge, die mit der entfernten lokalen Betätigungsstelle „korrelativ verkettet" sind.

C. Reiztransmissionen ohne aktive Beteiligung kontinuierlicher lebender Substanz.

a) Durch Ausbreitung der Reaktion.

Bei allen denjenigen Reizleitungsvorgängen, die nicht durch die aktive Tätigkeit kontinuierlicher lebender Substanz vermittelt werden, versagen natürlich alle die bisher besprochenen Erklärungsmöglichkeiten vollkommen. Bei ihnen müssen die Beziehungen zwischen Perzeption, Transmission und Reaktion ganz anders geartet sein. Sehr einfach wären sie z. B. bei denjenigen Reizleitungen des Stossreizes, die durch die Ausbreitung der Reaktion von der Perzeptionsstelle bis zur Reaktionszone zustande kommen (vergl. Abschnitt VIII 2), vorausgesetzt, dass es solche Transmissionen überhaupt gibt. In diesem Falle würde sich eben die Reaktion von Zelle zu Zelle fortpflanzen.

b) Durch Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen.

Sehr viel komplizierter wären die Beziehungen zu denken bei denjenigen Reizleitungsvorgängen, für die die Möglichkeit verfochten wurde, dass sie zwar nur in lebenden Zellen, gleichwohl aber grob mechanisch durch Bewegungen und Druckschwankungen des Zellsaftes vermittelt werden, wie es bekanntlich hauptsächlich für Mimosa der Fall gewesen ist. Stellen wir uns einmal auf den Boden dieser Auffassung, so ist der einfachste Fall solcher Reizvorgänge der, dass die „Reizung" durch Verwundung der Reizleitungszellen erfolgt, wie es bei Mimosa, Neptunia, Biophytum und bei den Ranken vieler Pflanzen vorkommt. Von einem eigentlichen Perzeptionsprozesse könnte hier natürlich nicht die Rede sein. Die Reizleitung würde

vielmehr direkt durch die der Verwundung folgende Flüssigkeitsbewegung eingeleitet werden. Und von der Druckschwankung, die damit verbunden wäre, müsste man annehmen, dass sie irgendwie, etwa durch eine Art von Stossreiz, die angrenzenden lebenden Zellen in der Reaktionszone so in Reizzustand versetze, dass sie zusammen mit den übrigen Zellen des Reaktionsorganes die sichtbare Reaktion ausführen.

Man müsste also den Zellen in der Nachbarschaft der Reizleitungsbahnen eine Empfindlichkeit für eine Art von Stoss- oder Erschütterungsreizen zuschreiben, und zwar müsste man diese Empfindlichkeit sehr gross annehmen, da bei allen diesen Pflanzen schon eine „minimale Flüssigkeitsbewegung" die Reaktion in der Reaktionszone auslöst (vergl. Sachs 1865, S. 482 ff.; Pfeffer 1873a, S. 314; Haberlandt 1890, S. 52, 58 ff.). Diese Annahme einer hohen Empfindlichkeit für Stossreiz würde bei Mimosa, Neptunia und Biophytum gar keine Schwierigkeit machen, da bei diesen Pflanzen für das Reaktionsorgan ja gerade die hohe Empfindlichkeit gegen Stoss- und Erschütterungsreiz so charakteristisch ist. Ganz anders ist das aber bei den Ranken. Sie sind zwar im höchsten Grade thigmotropisch empfindlich, krümmen sich aber nicht, wenn man sie heftig mit Glasstäben schlägt, die mit Gelatine überzogen sind, wenn man einen Quecksilberstrahl unter ziemlichem Drucke auf sie prallen lässt oder wenn man sie stark hin- und herbiegt (Pfeffer 1885). Und doch wird durch die geringste Verletzung der Gefässbündel in weiter Ferne von der Reaktionszone eine Krümmungsreaktion in ihnen ausgelöst! Ich muss gestehen, dass mir schon diese Tatsachen ein sehr gewichtiges Beweismittel gegen die Vorstellung der grob mechanischen Vermittelung des Reizes zu sein scheinen.

Unendlich viel schwieriger wird aber die Erklärung der Beziehungen zwischen Perzeption, Transmission und Reaktion für die Leitung des Stossreizes bei Mimosa, wenn man sich auf den Standpunkt stellt, dass auch diese Transmission grob mechanisch durch Druckschwankungen von Flüssigkeit in den lebenden „Reizleitungszellen" erfolgt. Pfeffer, der sich zum ersten Male eingehend mit der Reizleitung bei Mimosa beschäftigt hat, stellte sich vor (1873a, S. 308 ff.), dass ein Teil der Flüssigkeit, der durch die Stossreizreaktion aus den erschlaffenden Zellen des Gelenkpolsters herausdringt, irgendwie in die Gefässbündel des Gelenkes gelange und in den Gefässbündeln sich alsdann weiter verbreite (ähnlich auch Sachs 1865, S. 482 ff.). Da wir aber jetzt allen Grund haben, anzunehmen, dass die Reiztransmission nur in lebenden Zellen erfolgt, so ist diese Hypothese Pfeffers nicht mehr plausibel. Denn wir würden selbst unter der Voraussetzung einer hohen osmotischen Leistungsfähigkeit der Reizleitungszellen nicht verstehen, wie das Wasser mit der notwendigen Geschwindigkeit in diese lebenden Zellen sollte eindringen können.

Deshalb nahm Haberlandt (1890, S. 55 ff.) an, die Flüssigkeitsbewegung

in den Reizleitungszellen komme nach einer Stossreizung durch die Volum- und Gestaltsänderungen und durch die Pressungen zustande, die mit der Erschlaffung der reizbaren Gelenkhälfte direkt verbunden sind, also durch einen Druck, der von aussen her auf die sehr turgeszenten Reizleitungszellen ausgeübt wird. Dieser Hypothese ist nur leider wieder eine Beobachtung Pfeffers (1873a, S. 314) nicht günstig, wonach man Gelenke, die von dem Reaktionsgewebe befreit sind oder auch durch Äther reaktionsunfähig gemacht worden sind, z. B. die Gelenke der Fliederblättchen, lebhaft hin und her biegen kann, ohne eine Reizbewegung benachbarter Polster zu veranlassen! Ausserdem würde sie zwar bei Mimosa eine Erklärung für die Beziehungen zwischen der Perzeption des Stossreizes und der Reiztransmission geben, nicht aber bei der nahe verwandten Gattung Neptunia und bei der Oxalidee Biophytum, bei denen eine Flüssigkeitsbewegung in irgendwelchen Zellen infolge von Stossreiz oder Verwundung nicht nachweisbar ist. Ohne die Berücksichtigung der Verhältnisse bei diesen Pflanzen und bei den Ranken wird man aber nicht zu einer Aufhellung der Reizleitungsvorgänge bei Mimosa gelangen können.

Da wo eine Vermittelung von korrelativen Beziehungen ohne Beteiligung lebender Zellen, also in grob physikalischer oder chemischer Weise, vorkommt, wird die Beziehung zwischen dem vermittelnden Vorgang und der Reizreaktion selbstverständlich keine andere sein wie zwischen einem Aussenreiz und dem Reizvorgang, der durch ihn ausgelöst wird. Darauf weiter einzugehen, würde also den Rahmen meiner Abhandlung überschreiten.

Schlusswort.

Ein Leser, der den Ausführungen meiner Abhandlung bis zum Schlusse gefolgt ist, dürfte sich des Eindruckes nicht haben erwehren können, dass die Lehre von den Reizleitungsvorgängen bei den Pflanzen doch in vieler Hinsicht noch recht lückenhaft ist. Fast überall fehlen noch kritische Untersuchungen und eindeutige Versuche. Dadurch wird ein tieferes Eindringen in das Wesen der Erscheinungen vielfach sehr erschwert. Auch ist der Stoff so spröde, dass im allgemeinen wenig Aussicht vorhanden ist, das Hypothetische bald durch wohl fundierte Tatsachen ersetzen zu können.

So kann es nicht ausbleiben, dass der Gesichtspunkt, von dem aus ich das ganze Problem zu überblicken versucht habe, subjektiv ist und dass es manche Forscher geben wird, die nicht geneigt sein werden, ihn mit mir zu teilen. Heute, wo eine grob mechanistische Anschauungsweise sich wieder grosser Beliebtheit in weiten Kreisen der Biologen erfreut, könnte es vielerorts als unbequem, ja vielleicht sogar als „einseitig" empfunden werden, wenn

man eine ganze Anzahl von Vorgängen auf das grosse unbekannte x der Plasmatätigkeit zurückzuführen sucht, deren Ablauf noch nicht unmittelbar zu einer solchen Annahme nötigt. Viele Biologen dürften es ihrer besonderen biologischen Denkart entsprechend weit vorziehen, derartige Vorgänge, von denen sich höchstens mit Wahrscheinlichkeit sagen lässt, dass sie der Tätigkeit des Plasmas ihre Entstehung verdanken, in irgendwelcher Weise „physikalisch-chemisch", d. h. nach den vorliegenden Tatsachen der Physik und Chemie, zu erklären. So ist ja oft genug versucht worden, die Innenkorrelationen (also die Leitung von Innenreizen) samt und sonders auf Ernährungseinflüsse, auf die Wasserbewegung in der Pflanze oder wohl gar auf die Wirkung von Aussenumständen zurückzuführen und damit also das Plasma möglichst zu umgehen. Freilich ist es charakteristisch für alle diese Forscher, dass sie es meist nicht versucht haben, diese Vorgänge einer tieferen Analyse zu unterziehen, oder wenn sie es taten, dass sie fast stets zuletzt auf die unbekannten Eigenschaften des Plasmas stiessen, die eine eigentliche restlose Erklärung dann doch nicht ermöglichten. So glaube ich denn, dass bei Licht betrachtet die Entscheidung darüber nicht schwer ist, welcher Standpunkt als der heuristisch wertvollere bezeichnet werden muss, der desjenigen Forschers, der von vornherein die Berücksichtigung der Plasmatätigkeit nach Möglichkeit als unbequem meidet, weil wir vom Plasma nichts wissen, und versucht, mit unseren heutigen physikalisch-chemischen Kenntnissen das Lebensgeschehen restlos zu begreifen, oder der Standpunkt desjenigen Gelehrten, der vorsichtig auf Grund der vorliegenden Untersuchungen abzuwägen sucht, welche Lebenserscheinungen einer restlosen physikalisch-chemischen Erklärung schon jetzt zugänglich sind und welche nur unter Berücksichtigung der noch unbekannten Verhältnisse im Plasma verstanden werden können, und der dann weiter geht und durch eingehende Analyse scharf zu präzisieren sucht, wie die besonderen physikalisch-chemischen Bedingungen im Protoplasma beschaffen sein müssten, um das vitale Geschehen restlos begreiflich zu machen. Nur durch einen solchen Versuch einer möglichst weitgehenden Einengung der Probleme lassen sich ja die Fragestellungen schliesslich präzisieren, die eine künftige physikalische Chemie befähigen werden, die Eigenschaften eines so komplizierten physikalisch-chemischen Systems, wie es das Plasma ist, „physikalisch-chemisch" zu beschreiben und die Gesetze der „vitalen" Vorgänge festzustellen. Wenn ich es also vorgezogen habe, von diesem letzteren Standpunkte aus die Probleme der Reizleitungsvorgänge zu betrachten, so geschieht es übrigens nicht, ohne dass ich mich in guter Gesellschaft weiss: Fast alle diejenigen Forscher, die gerade am tiefsten über vitale Vorgänge nachgedacht haben, wie z. B. auch Pfeffer, haben diesen Standpunkt zu dem ihrigen gemacht.

Aber weiterhin dürfte wohl auch durch meine Darstellung hervorgetreten sein, dass es in der Lehre von den Reiztransmissionen bei Pflanzen und

Tieren im Grunde genommen ganz die gleichen Probleme sind, die der Lösung harren, und die gleichen Schwierigkeiten, die dabei zu überwinden sind. Deshalb werden die Physiologen beider Richtungen immer grosses Interesse daran haben, sich gegenseitig über die Fortschritte ihrer Tätigkeit zu unterrichten. Das wird das beste Mittel sein, um Vorurteile als solche zu erkennen und zu beseitigen, die aus einseitiger Betrachtungsweise erwachsen sind und eine für diese Probleme förderliche Fragestellung erschweren.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Soeben **neu** erschienen:

Lehrbuch

der

Physiologischen Chemie

von

Olof Hammarsten,
o. ö. Professor der medizinischen und physiologischen Chemie an der Universität Upsala.

Sechste völlig umgearbeitete Auflage.

Preis Mk. 19.60, geb. Mk. 21.60.

. . . Es ist ein Vergnügen, sich an der Hand eines so klar geschriebenen Buches, wie das vorliegende, über beliebige physiologisch-chemische Fragen zu orientieren. Selbst so komplizierte Vorgänge, wie die Blutgerinnung, über welche die verschiedensten Meinungen bestehen, werdenso klar und ruhig auseinandergesetzt, dass jeder danach eine Vorstellung der wirklich feststehenden Tatsachen bekommt. Möge das Buch zu den Freunden, welche es schon hat, noch recht viele neue hinzuerwerben. *Chemiker-Zeitung.*

. . . Zweifellos wird sich das treffliche Werk auch in seiner neuen, erweiterten Form eines grossen Leserkreises erfreuen. *Münchener med. Wochenschrift.*

. . . Rasch folgen die Auflagen dieses unter Ärzten so beliebten Werkes aufeinander. Und mit Recht! Greifen doch die Kenntnisse, die hier dargestellt werden, ebenso in die letzten Fragen des Lebens ein, wie sie Anweisungen geben, von denen der Praktiker täglich Gebrauch machen muss. In lichtvoller Schilderung findet man diese Materien hier wiedergegeben und nirgends vermisst man den Eindruck der meisterhaften Beherrschung des Stoffes.
Deutsche Medizinal-Zeitung.

Über die

Art und Wirkung der auslösenden Kräfte in der Natur.

Eine physikalisch-biologische Studie

von

Dr. **R. Sleeswijk.**
Nervenarzt in Bloemendaal (Holland).

Mit 8 Abbildungen.

Mk. 3.—.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Soeben erschien:

Physiologisches Praktikum für Mediziner.

Von

Dr. med. **R. F. Fuchs,**

Privatdozent der Physiologie an der Universität Erlangen.

Mit 93 Abbildungen.

Mk. 6.60, geb. Mk. 7.50.

Nach der obligatorischen Einführung des physiologischen Praktikums für Studierende der Medizin besteht zweifellos das Bedürfnis nach einer Anleitung, aus der sich der Praktikant über Anordnung, Ausführung und Zweck der Versuche orientieren kann, namentlich an grösseren Universitäten, wo die Leiter des Kurses sich nicht so eingehend mit den Einzelnen beschäftigen können. Das Buch von Fuchs erfüllt nun diese Forderungen in ausgezeichneter Weise. Ohne überflüssigen Ballast gibt es in klarer ansprechender Form doch so viel, dass der Praktikant sich im Notfalle auch ohne mündliche Unterweisung orientieren kann. . . . Sehr anerkennenswert ist es nach Ansicht des Referenten, dass Fuchs auch neben den speziell physiologischen Versuchen solche beschrieben hat, die für den späteren klinischen Unterricht von Bedeutung sind, speziell die Untersuchung normaler Organe (Herztöne, Atemgeräusche, Augen, Ohren, Kehlkopf usw.) „Das physiologische Praktikum hat", wie Fuchs sehr treffend bemerkt, „die dankbare und vornehme Aufgabe, dem Kliniker in die Hände zu arbeiten, um ihm ein Studentenmaterial zuzuführen, das die praktisch physiologischen Voraussetzungen der Pathologie und klinischen Medizin aus eigener Anschauung kennt, denn es sollen Ärzte, aber nicht Physiologen ausgebildet werden." Das Buch von Fuchs, das vom Verlag sehr liberal ausgestattet ist, wird sich zweifellos viele Freunde erwerben. *Fortschritte der Medizin.*

Die

Natur und Behandlung der Gicht.

Von Geheimrat Prof. Dr. **W. Ebstein**

in Göttingen.

Zweite stark vermehrte Auflage mit zahlreichen Textabbildungen.

Preis M. 10.60. Gebunden Mk. 12.20.

Die

Vorgeschichte der Menschheit

im Lichte unserer entwickelungsgeschichtlichen Kenntnisse.

Von **Dr. Müller de la Fuente** in Schlangenbad.

Mit Abb. im Text. — Preis Mk. 2.40.

Die

Krankheiten des Magens

und ihre Behandlung.

Klinische Vorträge für Studierende und Ärzte

von **Dr. Louis Bourget,**

Professor und Direktor der medizinischen Universitätsklinik in Lausanne.

Mit 2 Tafeln, Abbildungen im Text und Tabellen. — *Preis Mk. 4.60.*

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

3 5185 00075 4760